ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1981 THESE : 130

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES GRANDES TORTUES TERRESTRES

THESE

Pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1981

par

BANQUY Jacques, Emmanuel, René
Né le 30 Janvier 1954 à PARIS (12ème)

Membres du Jury

Président : ..... Monsieur LARROUY
Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : ..... Monsieur FALIU
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Monsieur FARGEAS
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543924_0052

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

ANNEE : 1981 THESE : 130

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES GRANDES TORTUES TERRESTRES

THESE

Pour le Doctorat Vétérinaire
(Diplôme d'Etat)
Présentée et soutenue publiquement en 1981

par

BANQUY Jacques, Emmanuel, René
Né le 30 Janvier 1954 à PARIS (12ème)

Membres du Jury

Président : ..... Monsieur LARROUY
Professeur a l'Universite Paul Sabatier de Toulouse

Assesseurs : ..... Monsieur FALIU
Professeur a l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Monsieur FARGEAS
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

MINISTERE DE L'AGRICULTURE

ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE

Directeur	M. LAUTIE
Directeur honoraire	MM. FLORIO
Professeurs honoraires	MM. BRIZARD SAURAT

PERSONNEL ENSEIGNANT

CHAIRE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE

Professeur titulaire	M. GODFRAIN
Professeur sans chaire	Mme BURGAT-SACAZE

Pharmacie et Toxicologie

CHAIRE DE PHYSIQUE ET CHIMIE BIOLOGIQUES ET MEDICALES

Professeur titulaire	M. RICO
Professeur sans chaire	M. BRAUN
Maître Assistant	M. BENARD

Physique biologique et médicale
Chimie biologique et médicale
Informatique biologique et médicale

CHAIRE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES

Professeur titulaire	M. PAVAUX
Maître Assistant	M. LIGNEREUX
Maître Assistant	M. SAUTET

Organogénèse - Tératologie
Anatomie générale - Anatomie appliquée

CHAIRE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE

Professeur titulaire	M. RUCKEBUSCH
Professeur sans chaire	M. FARGEAS
Maître Assistant Agrégé	M. TOUTAIN

Physiologie - Pharmacodynamie - Thérapeutique

CHAIRE D'HISTOLOGIE - ANATOMIE PATHOLOGIQUE

Professeur titulaire	M. VAN HAVERBEKE
Professeur sans Chaire	M. CABANIE
Maître Assistant Agrégé	M. MAGNOL

Histologie - Embryologie
Anatomie Pathologique - Clinique

CHAIRE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE

Professeur titulaire	M. LABIE
Maître de Conférences	M. EECKHOUTTE
Maître Assistant Agrégé	Mme BENARD

Hygiène, Inspection, Contrôle et
Technologie des denrées alimentaires
d'origine animale - Clinique

CHAIRE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES

Professeur titulaire	M. DORCHIES
Maître de Conférences	M. FRANC
Maître Assistant	M. DUCOS DE LAHITTE

Zoologie appliquée - Ecologie -
Parasitologie externe - Dermatologie
Parasitologie interne - Clinique

CHAIRE DE SEMIOLOGIE ET PATHOLOGIE MEDICALE DES EQUIDES ET CARNIVORES

Professeur titulaire ..... M. LESCURE
Maître de Conférences ..... M. GUELFI
Maître-Assistant..... REGNIER

Sémiologie et pathologie médicale des équidés et carnivores
Législation vétérinaire et Déontologie clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR

Professeur titulaire ..... M. TOURNUT
Maître de Conférences ..... M. BEZILLE
Maître Assistant..... M. JOUGLAR

Sémiologie et Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour
Clinique - Clinique ambulatoire

CHAIRE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE

Professeur titulaire ..... M. CAZIEUX
Maître Assistant Agrégé ..... M. GENEVOIS
Maître Assistant..... M. AUTEFAGE

Propédeutique et Sémiologie chirurgicale Anesthésiologie - Pathologie Chirurgicale
Radiologie - Technique chirurgicale - Traumatologie - Podologie orthopédique - Clini

CHAIRE DE PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Professeur titulaire ..... M. FERNEY
Professeur sans chaire ..... M. ROYAL

Pathologie de l'appareil génital et de la mamelle -
Sémiologie et propédeutique - Obstétrique et pathologie du nouveau-né
Pathologie de la Reproduction - Clinique - Consultation itinérante

CHAIRE DE MALADIES CONTAGIEUSES - ZOONOSES - LEGISLATION SANITAIRE

Professeur titulaire ..... M. CHANTAL

Maître Assistant PICAVET
Epidémiologie - Maladies Contagieuses
Zoonoses - Législation sanitaire - Clinique

CHAIRE DE PATHOLOGIE GENERALE - MICROBIOLOGIE - IMMUNOLOGIE -

Professeur titulaire ..... M. LAUTIE

Maître Assistant..... M. PELLERIN

Microbiologie - Immunologie - Pathologie Générale

CHAIRE DE ZOOTECHNIE ET ECONOMIE RURALE

Professeur titulaire ..... M. QUEINNEC
Professeur sans chaire..... DARRE
Maître Assistant..... Mme QUEINNEC

Ethnologie - Génétique animale - Economie de l'Elevage et des Productions animale
Extérieur - Zootechnie et économie générales Insémination artificielle -
Ethnologie appliquée, Sciences, Techniques, Organisation de l'Elevage

CHAIRE D'ALIMENTATION

Professeur titulaire ..... M. FALIU
Professeur sans chaire ..... M. GRIESS

Botanique appliquée et Bromatologie- Agronomie - Alimentation

CHARGES D'ENSEIGNEMENT

MM. les Professeurs : ANGELIER, ARMENGAUD, COMBES,
COMBRET, CROS, FERNET, MAZENC,

La Faculté et l'Ecole déclarent n'être pas responsable des opinions émises par les candidats (délibération de la Faculté en date du 10 mai 1891 et du Conseil de l'Ecole en date du 13 juin 1924).

A mes parents

A toute ma famille

A tous mes amis

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur LARROUY

de l'université Paul Sabatier de Toulouse

Qui nous a fait l'honneur d'accepter
la présidence de notre jury de thèse.

A NOTRE JURY DE THESE

Monsieur le Professeur FALIU

de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Qui nous a fait l'honneur de patronner
cette thèse.
Sincères remerciements.

Monsieur FARGEAS, Professeur sans chaire

à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Qui a accepté de participer à notre
jury de thèse.

Il nous faut également remercier plusieurs personnes et organismes pour leur aide et leur documentation :

- Museum National d'Histoire Naturelle :

  Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
  (MM. Bour, Risch)

  Bibliothèque du Museum
  (M. Escarra)

- Bibliothèque de l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux
  (Mlle.Certain)

- Bibliothèque de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

CONTRIBUTION A L'ETUDE

DES GRANDES TORTUES TERRESTRES

PLAN

pages

I INTRODUCTION 5

II ELEMENTS DE SYSTEMATIQUE ET DE ZOOGEOGRAPHIE

A. LA FAMILLE DES TESTUDINIDAE 7

B. LES GENRES CHEZ LES TESTUDINIDAE 8

C. DYNAMISME EVOLUTIF DES GRANDES TORTUES 11

III ELEMENTS DE BIOLOGIE

A. MORPHOLOGIE ET LOCOMOTION 13

1) Le squelette

2) Adaptation à la locomotion

3) Carapace et écaillure

B. FONCTIONS VITALES 18

1) Circulation

2) Respiration

3) Alimentation

4) Excrétion

C. REPRODUCTION ET CROISSANCE 24

1) Appareil génital

2) Dimorphisme sexuel

3) Maturité sexuelle

4) Les cycles de reproduction

5) Accouplement

6) Fécondation

7) Oviparité

8) Nidification

9) Incubation

10) Eclosion

11) Croissance et longévité

D. DONNEES ECOLOGIQUES 34

1) Habitat et adaptations

2) Cycles d'activité

3) Comportement et domaine vital

4) Tolérance thermique et thermorégulation

IV ELEMENTS DE ZOOLOGIE

A. HISTORIQUE 43

1) Histoire des tortues des îles Galapagos

2) Histoire des tortues des Mascareignes

B. SITUATIONS ACTUELLES 49

- Galapagos
- Seychelles
- Afrique

C. FACTEURS DE DECLIN 51

1) Exploitation abusive

2) Prédation ou concurrence

3) Continuation de la collecte

4) Extinction naturelle

D. MESURES DE PROTECTION ET DE CONSERVATION 56

1) Mesures législatives

2) Méthodes de conservation aux Galapagos

- Contrôle ou extermination des populations de Mammifères introduits
- Protection des nids
- Elevage à la station Darwin

3) Elevage en captivité

4) Choix d'intervention

S'il est un sujet qui revêt un caractère de grandeur dépassant les horizons humains, c'est certes celui de la protection des biens éternels dont nous sommes les détenteurs passagers et responsables.

S.A.R. Le Duc de Brabant
Discours à l'African Society, 1933

I

INTRODUCTION

Les Reptiles, dans la nature actuelle, représentent un groupe réduit, à formes généralement petites, vivant comme en marge des Mammifères. Les glaciations du Quaternaire ont fait reculer les espèces de grande taille jusqu'à la zone inter-tropicale où elles prospèrent encore : telles en témoignent les tortues géantes de l'atoll d'Aldabra (Seychelles), à l'abri des vastes courants destructeurs qui balayèrent aussi bien les continents que d'autres îles privilégiées de l'Océan Indien. De même l'archipel des Galapagos (Equateur), véritable "vitrine d'exposition" de l'évolution, a bien failli disparaître du patrimoine culturel de l'humanité. Ces îles abritent pourtant d'énormes tortues qui sont l'un des exemples les plus remarquables de l'extrême diversification à laquelle l'isolement géographique peut conduire une souche unique à l'origine.

Après avoir précisé quelques éléments de systématique et de zoogéographie, ce travail s'attachera à décrire la biologie des grandes tortues terrestres en utilisant particulièrement les observations de Charles Darwin, pour analyser ensuite leur histoire, leur statut actuel ainsi que les facteurs de déclin qui ont engendré les mesures de conservation et de protection mises en oeuvre pour les sauvegarder.

II

ELEMENTS DE SYSTEMATIQUE ET DE ZOOGEOGRAPHIE

Constituant l'un des 4 ordres des Reptiles actuels, les Chéloniens (ou tortues) en possèdent les principaux caractères, notamment de reproduction mais s'en distinguent facilement par un corps massif abrité dans une carapace et par l'absence de dents.

L'ordre des Chéloniens est divisé en 2 sous-ordres : les Cryptodires à cou rétractile dans un plan vertical et les Pleurodires qui replient leur cou latéralement dans un plan horizontal.

A. LA FAMILLE DES TESTUDINIDAE

Les vraies tortues terrestres appartiennent à l'une des huit familles des Cryptodires, celle des Testudinidae, regroupant une cinquantaine d'espèces actuelles ; issus dès l'Eocène d'un représentant de la grande famille des Emydidae, les Testudinidae ont, ou ont eu une vaste aire de répartition géographique, incluant certaines îles océaniques mais excluant l'Océanie. Le nombre limité d'espèces est vraisemblablement lié à la pauvreté dans le choix des niches écologiques convenables.

La définition de la famille est complexe et définir une tortue terrestre revient pratiquement à dresser la liste des particularités adaptatives diverses, morphologiques, physiologiques et écologiques, qui ont accompagné l'abandon du milieu aquatique : dure carapace cornée, prédominance ou

exclusivité de l'alimentation végétarienne, forme des pattes et pieds caractéristique.

Malheureusement, tous les critères de classification actuels souffrent des exceptions à tel point qu'il semble difficile de séparer la famille des Emydidae de celle des Testudinidae. Seul le nombre de phalanges des membres antérieurs semble irréfutable : jamais plus de 2 par doigt chez les Testudinidae, toujours plus de 2 chez les Emydidae.

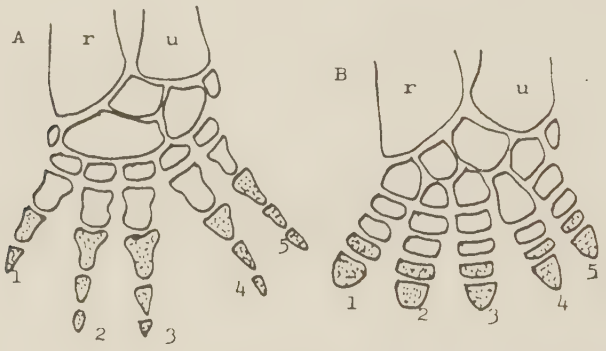


Figure 1 : Schéma de la main d'un Emydidae, Chrysemys terrapin (A) et d'un Testudinidae, Gopherus polyphemus (B).
r = radius ; u = ulna ; les phalanges sont en pointillé.

B. LES GENRES CHEZ LES TESTUDINIDAE

La phylogénèse des Testudinidae -considérés à priori comme formant un groupe monophylétique- restant mal comprise, la systématique de la famille est sans doute très imparfaite : une révision taxinomique de l'ensemble de la famille serait nécessaire.

Alors que la distinction générique des groupes de

petites espèces commence à apparaître dans les travaux actuels, les grandes espèces sont toujours rassemblées dans un genre unique, Geochelone Fitzinger, 1835, manifestement polyphylétique. En effet, ces grandes tortues composent également des groupes d'espèces bien isolés et définissables que l'on peut considérer comme autant de genres représentant actuellement des rameaux divers, indépendants et non pas une lignée unique (monophylétique).

La liste suivante des tortues géantes tient compte de cette prise de position (R. BOUR, 1980) sur la notion de genre parmi les Testudinidae : cette classification élimine certaines contradictions en refusant le genre Geochelone s.l. et propose un regroupement des espèces qui semble plus harmonieux (revalorisation du niveau du taxon "genre").
Les diverses populations des îles Galapagos sont considérées, arbitrairement, comme autant de "bonnes" espèces, leur ensemble formant la super-espèce Chelonoidis elephantopus (Harlan, 1827); (Testudo elephantopus Harlan, 1827, est précédé, notamment : par Testudo rotunda Latreille, 1801, inusité.)
La distribution zoogéographique adopte la terminologie de MULLER (1977). La taille est indiquée à la suite de chaque nom d'espèces.

CHELONII Latreille, 1800
Testudinidae Batsch, 1788

- Aldabrachelys Loveridge & Williams, 1957 : malgache

Aldabrachelys gigantea (Schweigger, 1812) :
Aldabra (Seychelles)..... 135 cm

Aldabrachelys grandidieri (Vaillant, 1885)† :
Madagascar ..... 150 cm

- Cylindraspis Fitzinger, 1835 : malgache †
(genre exterminé au cours du XVIIIéme siécle)

Cylindraspis vosmaeri (Fitzinger, 1826): Rodriguez .. 100 cm

Cylindraspis peltastes (Duméril & Bibron, 1835):
Rodriguez ..... 45 cm

Cylindraspis borbonica Bour, 1978 : La Réunion .... 80 cm

Cylindraspis graii (Duméril & Bibron, 1835) :
Maurice ..... 90 cm

Cylindraspis indica (Schneider, 1783) : Maurice ... 75 cm

- Geochelone Fitzinger, 1835 : éthiopien et oriental

Geochelone sulcata (Miller, 1779) :
Afrique (zone soudanienne) ..... 90 cm

Geochelone pardalis (Bell, 1828) : E.&S. Afrique .. 70 cm

- Manouria Gray, 1852 : oriental

Manouria emys (Schlegel & Müller, 1844) :
S.E. Asie ..... 60 cm

- Gopherus Rafinesque, 1832 : néarctique

Gopherus flavomarginatus Legler, 1959 :
N. Mexique ..... 60 cm

- Chelonoidis Fitzinger, 1835 : néotropical

Chelonoidis carbonaria (Spix, 1824) :
N.& C. Amérique du Sud ..... 60 cm

Chelonoidis denticulata (Linné, 1766) :
N. & C. Amérique du Sud ..... 80 cm

Chelonoidis abingdonii (Günther, 1877) :
Galapagos ; Pinta .....

Chelonoidis becki (Rothschild, 1901) :
Galapagos ; N. Isabela .....

Chelonoidis chathamensis (Van den Burg, 1907) :
Galapagos ; San Cristobal .....

Chelonoidis darwini (Van den Burg, 1907) :
Galapagos ; San Salvador .....

Chelonoidis elephantopus (Harlan, 1827) : 50 cm
Galapagos ; S.W. Isabela .....

Chelonoidis ephippium (Günther, 1875) : à
Galapagos ; Pinzon .....

Chelonoidis galapagoensis (Baur, 1889)† : 140 cm
Galapagos ; Santa Maria .....

Chelonoidis guentheri (Baur, 1889) :
Galapagos ; S. Isabela .....

Chelonoidis hoodensis (Van den Burg, 1907) :
Galapagos ; Espanola .....

Chelonoidis microphyes (Günther, 1875) :
Galapagos ; N. Isabela .....

Chelonoidis nigrita (Duméril & Bibron, 1835) : Galapagos ; Santa Cruz	50 cm à 140 cm
Chelonoidis phantastica (Van den Burg, 1907) : Galapagos ; Fernandina	
Chelonoidis vandenburghi (De Sola, 1930) : Galapagos ; C. Isabela	
Chelonoidis sp.†: Galapagos ; Santa Fé	

C. DYNAMISME EVOLUTIF DES GRANDES TORTUES

Les grandes tortues continentales, à vaste aire de répartition (Chelonoidis denticulata et C. carbonaria, Geochelone pardalis et G. sulcata, Manouria emys, auxquelles on peut joindre Aldabrachelys gigantea lorsqu'elle habitait l'ensemble des Seychelles), qui sont adaptées (coloration, morphologie) à leur milieu sans y être strictement inféodées, évoluent peut-être lentement et surtout n'ont guère de spécialisations remarquables comme celles que peuvent montrer les petites espèces ; leur potentiel évolutif semble pauvre, peu "inventif". On pourrait supposer que cette apparente stabilité est en rapport avec leur grande taille, qui empêche ou n'impose pas une modification adaptative rapide en réponse à une transformation quelconque de l'environnement, comme c'est le cas pour les petites espèces.

Mais deux beaux exemples d'évolution rayonnante et rapide de grandes tortues terrestres, l'un aux Galapagos, l'autre aux Mascareignes (deux archipels d'origine volcanique, formés probablement au Pléistocène), ensembles de petites populations divergentes parce qu'absolument isolées et subissant l'action de leurs milieux respectifs, sans échanges génétiques avec l'extérieur, permettent de s'opposer à cette idée de manque de dynamisme évolutif de ces reptiles. Bien évidemment, si la transformation de l'environnement est trop rapide (changements climatiques brutaux, présence soudaine de compétiteurs,..), les avantages adaptatifs acquis, plus ou moins développés selon les espèces

(inertie thermique, résistance physiologique, protection mécanique, réduction du plastron,...), peuvent devenir insuffisants ou même désavantageux, et les tortues disparaissent. Ces populations insulaires vraies (endémiques) sont naturellement, parce qu'à la fois réduites et spécialisées, les premières victimes de telles transformations.

Pour illustrer cette étude des grandes tortues terrestres, nous citerons Charles Darwin qui a relaté avec une grande précision les quelques trois semaines qu'il a passées dans les îles Galapagos, lors de son voyage autour du monde, de 1831 à 1836, à bord du Beagle ; ses observations donneront naissance à sa fameuse théorie de l'évolution des espèces. Ainsi, Darwin écrit : "Les habitants affirment qu'ils peuvent reconnaître les unes des autres les tortues provenant des différentes îles ; ils affirment, en outre, que ces tortues ne sont pas de la même grosseur et qu'elles possèdent des caractères distincts... On reste étonné de l'énergie de la force créatrice, si on peut employer une telle expression, qui s'est manifestée sur ces petites îles stériles et rocailleuses ; on est encore plus étonné de l'action différente, tout en étant analogue, de cette force créatrice sur des points si rapprochés les uns des autres..."

III

ELEMENTS DE BIOLOGIE

Ce chapitre traite brièvement quelques données ou particularités de la biologie des tortues terrestres ; il utilise spécialement les informations relatives aux formes géantes.

A. MORPHOLOGIE ET LOCOMOTION

Toutes les formes terrestres de tortues sont caractérisées par une carapace fortement bombée en forme de dôme, par des pattes courtes, massives, d'aspect cylindrique dont les doigts comportent de fortes griffes.

On étudiera les principales caractéristiques du squelette, notamment les adaptations à la locomotion, ainsi que la carapace et l'écaillure.

1) Le squelette

Le squelette (figure 2) n'est pas fondamentalement différent de celui des vertébrés supérieurs, bien que l'existence d'une carapace entraîne d'importantes modifications squelettiques.

La tête, relativement courte et massive, est supportée par un cou parfois long et toujours très mobile. La bouche est dépourvue de dents et les mâchoires sont garnies d'un bec corné à bord tranchant.

Les vertèbres dorsales, caractérisées par leur

polymorphisme (86), ainsi que les côtes qui sont jointives sur toute la longueur, sont soudées à la partie dorsale de la carapace (d'où possibilité d'ostéite ou d'ostéomyélite lors de maladies de la carapace (14)).

La ceinture scapulaire des Chéloniens est très spécialisée ; elle est réduite à 3 baguettes osseuses convergentes vers la cavité glénoïde. Chez les tortues terrestres, le coracoïde est fortement élargi en une plaque triangulaire et la cavité glénoïde est presque entièrement constituée aux dépens de la scapula.

La disposition des membres antérieurs des Chéloniens est totalement différente de celle des autres reptiles. En effet, en raison du développement de la carapace, les ceintures sont plus ou moins profondément enfoncées dans la cavité du corps et l'orifice de sortie des bras est dirigé crânialement ; ainsi l'humérus affecte la forme d'un S à courbures inégales.

La ceinture pelvienne offre selon les groupes des rapports plus ou moins étroits avec la carapace. Le fémur est allongé, fortement courbé vers l'avant, la tête articulaire réunie au corps par un col nettement distinct. Le tarse comme le carpe, sont affectés de fusions osseuses diverses (63).

2) Adaptations à la locomotion

les Chéloniens terrestres, dont le poids de la carapace peut atteindre 30% du poids vif, sont des Reptiles marcheurs dont le corps doit être surélevé au-dessus du sol au cours du déplacement. Ainsi, la cavité articulaire des ceintures est devenue portante et supporte le poids parfois considérable du corps (jusqu'à 250 kg). De ce fait, l'extrémité proximale du stylopode (humérus et fémur) porte une tête articulaire dorsale qui vient se loger dans une cavité orientée vers le bas, ce qui constitue un puissant point d'appui pour les membres.

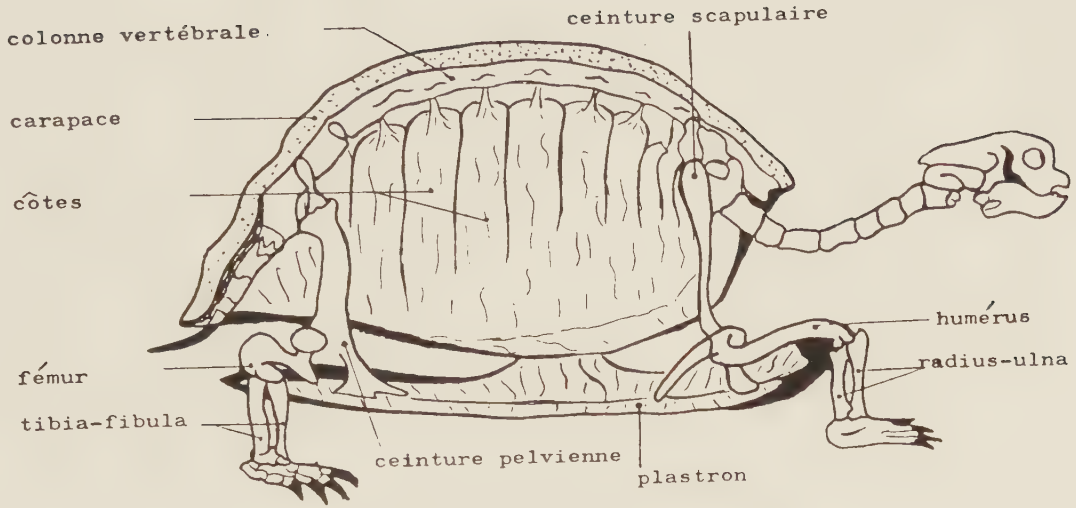


Figure 2 : SCHEMA DU SQUELETTE DE TORTUE (d'après CARR, 1968).

Au membre antérieur, l'appui au sol se fait par l'extrémité des doigts qui sont courts et armés de puissantes griffes (figure 3). Au membre postérieur, le pied forme avec la jambe un faible angle pédieux et repose sur le sol par sa face plantaire. Ainsi disposés, les membres se meuvent dans un plan horizontal pour le stylopode, dans un plan vertical pour les autres segments.

Figure 3 : Patte de tortue terrestre

Les muscles mobilisateurs des membres ont une action propre et inverse, de telle sorte que l'antérieur est tracteur, le postérieur propulseur. La musculature caudale est peu importante, en rapport avec la réduction de cet organe qui ne joue aucun rôle locomoteur.

3) Carapace et écaillure

a. Carapace

Les ossifications dermiques formant la carapace, acquièrent une importance et un développement considérables chez les Chéloniens. La carapace se compose de 2 parties, le bouclier dorsal ou dossière et le bouclier ventral ou plastron reliés l'un à l'autre latéralement (82).

Le bouclier dorsal (figure 4) résulte de l'union de plaques osseuses parmi lesquelles on reconnaît :

- les plaques neurales en série médiane, chacune alternant avec les corps vertébraux sous-jacents.
- la plaque nuchale située en avant de la 1ére neurale.
- les plaques pygales au nombre de 2 à 4, disposées en

arrière de la dernière neurale et sans rapport direct avec le rachis.

- les plaques costales placées latéralement aux neurales ; elles sont au nombre de 8 et se confondent avec les côtes au cours de leur développement.
- les plaques marginales qui bordent le pourtour du bouclier.

Le plastron (figure 5) est en forme de lame sensiblement plane et typiquement formé de 9 plaques osseuses, l'une impaire (entoplastron), les autres paires (épiplastron, hyoplastron, hypoplastron, xyphiplastron).

L'union du plastron et de la dossière, le pont, se fait par les bords latéraux des hyoplastrons et des hypoplastrons avec les plaques marginales leur faisant face. Il n'existe aucune correspondance entre les plaques osseuses de la carapace et les grandes écailles cornées qui la recouvre.

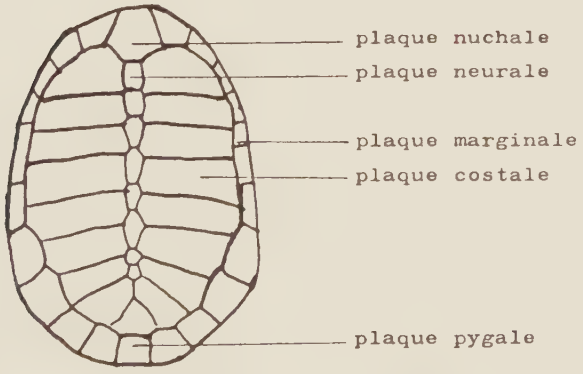


Figure 4 : Dossière osseuse

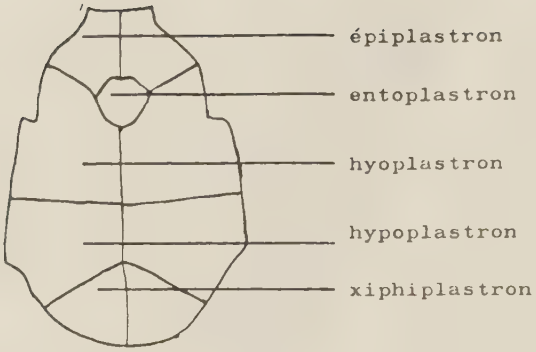


Figure 5 : Squelette du plastron

b. Les écailles

La forme et les dimensions des écailles, simples épaississements épidermiques, sont très variables. Elles sont souvent de grande taille, parfois légèrement imbriquées et disposées en séries longitudinales, transversales ou obliques par rapport à l'axe du corps ; parfois elles font défaut en certaines régions où la peau nécessite une grande extension.

B. FONCTIONS VITALES

Comme chez les serpents, la morphologie particulière des tortues a provoqué des modifications dans l'assemblage classique des organes (figure 6).

On étudiera successivement les principales caractéristiques de la circulation, de la respiration, de l'alimentation et de l'excrétion.

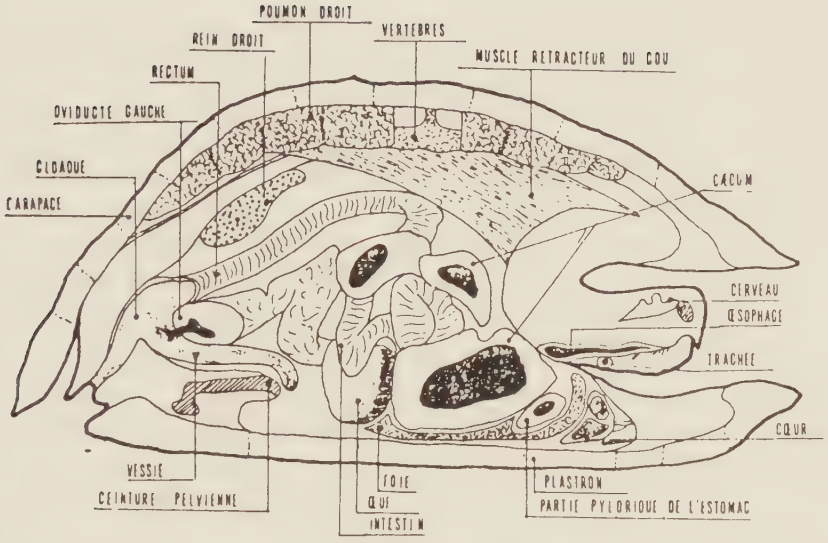


Figure 6 : TOPOGRAPHIE DES VISCERES D'UNE TORTUE GRECQUE
d'après PARKER et BELLAIRS 1971

1) Circulation

La circulation des Reptiles est double et incomplète : double en raison de l'existence de poumons, incomplète parce que l'indépendance des circulations pulmonaire et générale n'est pas totale.

La forme générale du coeur des Chéloniens est en rapport avec la morphologie du corps ; massif, sensiblement aussi long que large, le coeur est situé à droite de la ligne médiane, à proximité du plastron. Il est caractérisé par une réduction du sinus veineux qui commence à être incorporé dans l'oreillette droite et par un ventricule incomplètement cloisonné. Le rythme cardiaque est fonction de la température ambiante : il oscille entre 11 à 17 battements par minute.

Le système artériel et veineux comprend 2 crosses

aortiques, la gauche qui reçoit un mélange de sang, et la droite, plus importante, qui reçoit du sang artériel.

La composition du sang est semblable à celle des Mammifères ; mais les érythrocytes sont nucléés, elliptiques et de dimensions nettement plus grandes. De plus, leur numération très faible, alliée à une pauvre teneur en oxygène, interdit tout effort prolongé. Les formules leucocytaires présentent des variations qui traduisent l'influence de nombreux facteurs, notamment saisonniers ; de même, certains caractères biochimiques (glycémie) (31).

Aux Etats Unis, des études actuelles sur les groupes sanguins présenteront un intérêt zoologique pour la systématique et l'aire de répartition de ces Reptiles.

2) Respiration

Après avoir évoqué l'anatomie de l'appareil respiratoire, on étudiera la mécanique respiratoire qui est particulière aux Chéloniens.

a. Anatomie de l'appareil respiratoire

La trachée forme un tube maintenu béant par des anneaux cartilagineux. Les poumons sont en position antéro-dorsale dans la cavité pleuropéritonéale et sont liés dorsalement à la carapace. Leur structure rappelle celle des Mammifères, mais elle est caractérisée par un double cloisonnement dans le sens longitudinal et transversal.

b. Physiologie respiratoire

En absence de diaphragme et de cage thoracique mobile , 2 processus entrent en jeu pour assurer la ventilation pulmonaire :

- les mouvements du cou et des membres qui entraînent des oscillations rythmiques de la ceinture scapulaire (ainsi, lorsqu' une tortue rétracte brusquement le cou, il s'ensuit une expulsion d'air traduite par un souffle plus ou moins violent.)
- la contraction des muscles abdominaux inspirateurs et

expirateurs, dont l'action modifie le volume de la cavité viscérale par action sur les organes et les téguments souples obturant les orifices de la carapace. De plus, les poumons eux-mêmes, en raison de leur musculature intrinsèque, sont susceptibles de contractions rythmiques.

Le rythme respiratoire est variable, surtout en fonction de la température ; il est très lent chez les formes géantes, seulement 2 à 3 mouvements par minute.

3) Alimentation

On examinera les principales caractéristiques de l'appareil digestif, puis quelques particularités de l'alimentation.

a. L'appareil digestif

La position horizontale de la mandibule, son grand développement, son type d'articulation, permettent à la bouche de s'ouvrir largement. La peau de l'orifice buccal est intimement appliquée sur les maxillaires, recouverte par des écailles plus ou moins différenciées qui se fusionnent en un bec corné et tranchant. La langue est une masse musculaire plus ou moins mobile, qui peut faire saillie hors de la bouche, et dont le rôle primitif est d'ordre gustatif.

L'oesophage, séparé de l'estomac par une courbure plus ou moins accusée, est très dilatable.

L'estomac est un sac oblong dont la courbure est bien marquée : il est divisé en 2 portions nettement distinctes, l'une formant un sac globuleux simple, l'autre tubulaire.

L'intestin, très long, séparé en 2 régions par un rétrécissement, comprend l'intestin grêle et le colon. Ce dernier, relativement court, débouche dans le caecum qui est très développé chez les espèces géantes (83).

Le foie est volumineux et nettement lobé, le pancréas est situé dans l'anse duodénale.

b. L'alimentation

Le régime alimentaire des tortues terrestres est à prédominance végétarienne : il est principalement composé de feuilles, d'herbes, de fruits et de racines (18). Certaines tortues, carnivores dans leur jeune âge, deviennent herbivores à l'état adulte. De toute façon, l'adulte demeurera un carnivore d'occasion.

La reconnaissance d'une proie est surtout le fait de la vue, mais c'est l'odorat qui est utilisé pour suivre une piste. Ainsi, les tortues terrestres savent choisir exactement la plante qui leur convient parmi toutes celles qui leur sont offertes.

Des observations (peu nombreuses) font ressortir l'existence d'un certain rythme d'alimentation en relation avec des facteurs exogènes et endogènes. C'est la température, en raison de son action sur la rapidité de la digestion, qui influe le plus.

Les besoins en eau varient, à la fois en fonction des conditions du milieu et de la résistance à la dessiccation. Les espèces des terrains arides trouvent dans les végétaux succulents un complément en eau, mais l'alimentation seule ne peut assurer les besoins hydriques que la rosée doit compléter. Darwin écrit dans son livre de bord : "Les tortues qui habitent les îles où il n'y a pas d'eau, ou les parties basses et arides des autres îles, se nourrissent principalement de cactus. Celles qui fréquentent les régions élevées et humides mangent les feuilles de divers arbres ; elles mangent aussi une sorte de baie acide et désagréable appelée "guayavita" et un lichen filamenteux vert pâle (Usnera plicata) qui pend en tresses aux branches des arbres.
La tortue aime beaucoup l'eau, elle en boit des quantités considérables et se vautre dans la boue... L'animal se règle probablement sur la nature des aliments qu'il mange chaque jour. Quoiqu'il en soit, il est certain que les

tortues peuvent vivre même dans les îles où il n'y a pas d'autre eau que celle qui tombe pendant les quelques jours pluvieux de l'année..."

La quantité de nourriture nécessaire et suffisante aux tortues a été mal étudiée. Mais un fait remarquable est la grande résistance au jeûne de la plupart des Reptiles. Cette résistance à l'inanition est un des facteurs responsables de la presque disparition des tortues des Galapagos que les marins emportaient pour les consommer pendant leur voyage.

4) Excrétion

a. L'appareil urinaire

Les 2 reins occupent la région abdominale postérieure; ils sont courts, massifs et présentent une lobulation fine et serrée qui leur donnent un aspect "cérébroïde" (tortues terrestres et palustres). La structure des reins est de type radié, c'est-à-dire que les canaux collecteurs sont à la périphérie des lobules et convergent en s'unissant les uns aux autres vers le sommet de l'uretère qui présente un trajet intrarénal et ne comporte jamais de bassinet.

Les uretères débouchent dans la vessie, volumineux diverticule du cloaque qui peut être empli d'urine mais aussi d'eau. Ainsi, certaines tortues terrestres (Gopherus) stockent dans leur vessie l'eau qui provient de l'alimentation végétale.

b. Formes d'élimination de l'azote urinaire

. L'étude de l'excrétion azotée des Chéloniens a donné lieu à des résultats contradictoires. Les tortues terrestres éliminent en majeure partie de l'acide urique qui serait seulement évacué de temps en temps sous forme de concrétions (7).

Darwin note "...qu'après leur visite aux sources, la vessie des tortues se distend considérablement et qu'elle

est pleine d'un fluide qui diminue par degrés et qui devient de moins en moins pur. Les habitants qui voyagent dans les régions basses profitent de cette circonstance, quand ils sont pressés par la soif, et boivent le contenu de la vessie si cette dernière est pleine ; j'ai vu tuer une tortue dans ces conditions : l'eau que contenait la vessie était parfaitement limpide, quoiqu'elle eût un goût légèrement amer. Toutefois les habitants commencent par boire l'eau qui se trouve dans le péricarde, où, dit-on, elle est beaucoup meilleure."

C. REPRODUCTION ET CROISSANCE

On étudiera successivement la morphologie de l'appareil génital, le dimorphisme sexuel, l'époque de la maturité sexuelle, les différentes phases de la reproduction et quelques aspects de la croissance.

1) Appareil génital

- Femelles : les ovaires sont aplatis et occupent une position postérieure dorsale. Les oviductes, fortement contournés, aux parois épaisses, s'ouvrent sur un large pavillon et se terminent dans le cloaque ; ils jouent un rôle important dans l'élaboration de l'albumine de l'oeuf et de son enveloppe.
- Mâles : les testicules sont situés au voisinage du pôle crânial des reins. De forme massive, leur taille augmente en période d'activité sexuelle. De nombreux canalicules efférents anastomosés en un réseau débouchent dans un épididyme volumineux prolongé par un canal déférent qui joint directement le cloaque. Le pénis correspond à un épaississement de la paroi ventrale du cloaque.

2) Dimorphisme sexuel

Le dimorphisme sexuel s'exprime classiquement par

des modifications intéressant la morphologie et le psychisme. L'intensité des caractères sexuels secondaires est plus ou moins marquée chez les Chéloniens.
D'une manière générale :

- Les mâles sont de plus grande taille que les femelles (tortues terrestres et palustres). La queue est plus épaisse à la base et plus longue chez le mâle. Darwin écrit : "M. Lawson, ..., m'a dit avoir vu des tortues si grosses, qu'il faut six ou huit hommes pour les soulever de terre... Les vieux mâles sont les plus gros, les femelles atteignent rarement une taille aussi extraordinaire ; on distingue facilement le mâle de la femelle en ce qu'il a la queue plus longue."

- Le mâle est caractérisé par un plastron concave, largement échancré en arrière alors que celui de la femelle est plan ou convexe, par une écaille supra-caudale incurvée en crochet, (figure 7), par des particularités de l'écaillure, par les griffes des pattes antérieures allongées. Ce dimorphisme, bien évident chez les tortues terrestres (61), s'explique aisément par la position qu'occupe le mâle sur la femelle durant l'accouplement.

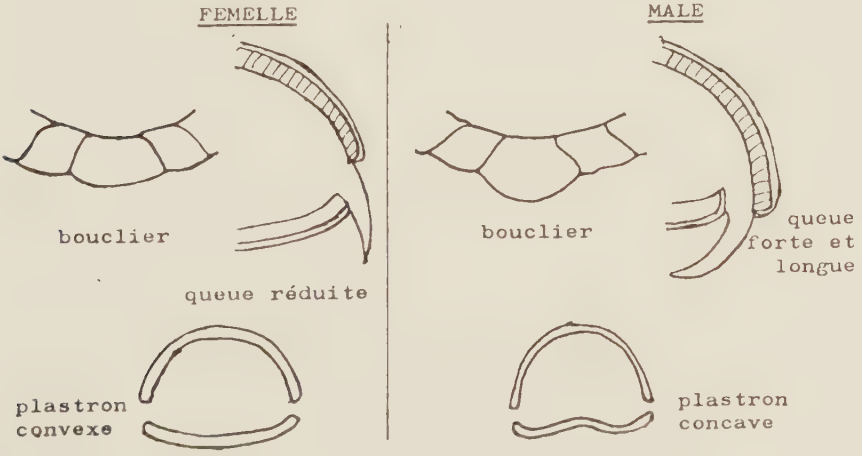


Figure 7 : Dimorphisme sexuel chez les tortues terrestres

- Parmi les manifestations du comportement psychosexuel, on peut noter la faculté d'émettre des sons caractérisant les mâles. Darwin relate que "pendant la saison des amours, alors que la femelle et le mâle sont réunis, le mâle émet un cri rauque, espèce de beuglement que l'on peut entendre, dit-on, à une distance de plus de cent mètres. La femelle ne se sert jamais de sa voix, et le mâle seulement à l'époque que je viens d'indiquer ; aussi, quand on entend ce bruit, on sait que les deux animaux sont ensemble."

Remarque : les tortues géantes des îles Galapagos furent les premiers animaux terrestres sur lesquels un lichen, Physcia picta, a été découvert en 1964 (38). Or, seuls les mâles sont colonisés par ce lichen dans une zone en forme de petit croissant, sur l'arrière et en haut de la carapace. En effet, cette zone est lourdement érodée chez les femelles par les surfaces ventrales des mâles durant la copulation. De plus, toutes les autres parties de la carapace subissent des frottements lors des déplacements.

3) Maturité sexuelle

Etant donnée la grande variabilité individuelle caractérisant la croissance, la maturité sexuelle apparaît comme liée beaucoup plus à une question de poids ou de taille qu'à une question d'âge. Cependant, elle semble avoir lieu vers 12-13 ans chez le mâle et vers 18-20 ans chez la femelle. La maturité sexuelle serait donc assez tardive, en particulier pour les femelles.

4) Les cycles de reproduction

Il existe en toute saison des follicules de petite taille dans l'ovaire, ceux qui sont destinés à une future ponte subissant un accroissement (vitellogénèse). Ce cycle est, beaucoup plus nettement que chez les mâles, sous l'influence des facteurs externes : l'activité ovarienne dépend de la rapidité avec laquelle la femelle peut reconstituer ses réserves, donc de la température qui conditionne le

rythme alimentaire. Le rôle de la température explique ainsi les cycles de reproduction plus ou moins continus ou sans périodicité des espèces tropicales.

Toutefois, l'accouplement des tortues aux îles Galapagos, dans la nature aussi bien qu'en captivité, a lieu de décembre à août, la période de pointe étant de février à juin. Mais, alors qu'il ne semble pas nécessaire de séparer les mâles des femelles durant aucune période de l'année pour obtenir des accouplements fructueux (60), ce même résultat n'a été obtenu au zoo d'Honolulu qu'après séparation des sexes pendant 6 mois de l'année (75).

5) Accouplement

a. La recherche et la reconnaissance des sexes

La période de reproduction est en général marquée par une phase d'agitation des mâles : ils effectuent alors des déplacements fréquents, plus ou moins étendus, à la recherche des femelles.

La détection semble avant tout le fait de la vision, mais ce sont des sensations olfactives originaires du tégument des femelles en période de reproduction qui permettent aux mâles de reconnaître le sexe des individus (15).

b. Les préliminaires

Les préliminaires des espèces terrestres de Chéloniens sont d'un type à peu près constant (15) . R. De Sola en fait une description pittoresque lors de sa visite aux Galapagos en 1930.

Ces préliminaires, auxquelles la femelle tente de se soustraire, apparaissent brutaux. Le mâle poursuit la femelle qu'il mord aux pattes pour la contraindre à s'arrêter ; il passe alors derrière elle et s'efforce de grimper sur son dos. Si la femelle demeure appliquée contre le sol, le mâle s'arc-boute sur ces pattes postérieurs, frappe de sa carapace celle de sa partenaire, la soulevant parfois à l'aide du rebord de son plastron.

c. La copulation

Les préliminaires se prolongeant plus ou moins, il arrive "enfin" un moment où la femelle consentante se dresse sur ses pattes. Le mâle se hisse alors sur son dos, ses pattes antérieures perdent leur point d'appui et il se trouve en position subverticale (figure 13, p. 38). Il glisse sa queue sous celle de la femelle et la copulation commence, se poursuivant parfois pendant une heure et demie (26).

6) Fécondation

De nombreuses observations ont montré que des femelles sont suceptibles de donner des pontes fertiles après plusieurs mois sinon plusieurs années d'isolement (40). Copulation et fécondation peuvent donc être séparées grâce à une rétention des spermatozoïdes stockés dans les oviductes où les oeufs sont fécondés au fur et à mesure de la ponte. Aux Galapagos, la ponte a lieu de fin juin à fin novembre.

La fécondation étant interne chez tous les Reptiles, le développement débute toujours dans les oviductes. L'oviparisme est net chez les Chéloniens puisque le moment de la ponte correspond au milieu de la gastrulation.

7) Oviparité

La taille des oeufs, en rapport avec celle des espèces, est considérable : Darwin en mesura un de 7 pouces 3 huitièmes (18,5 cm) de circonférence ! Leur forme est, à l'exception des autres Reptiles, presque sphérique. Leur couleur, blanc mat.

Munis de leurs gaines et de leurs enveloppes, les oeufs de Chéloniens ont les mêmes caractères généraux que ceux des Oiseaux, bien que la coquille, fortement imprégnée de plaques calcaires, soit plus poreuse et très perméable à l'eau.

8) Nidification

En général, les Reptiles déposent leurs oeufs en des emplacements déterminés où règnent les conditions de chaleur et d'humidité indispensables à leur incubation. Les tortues terrestres font dans ce but de véritables nids qui sont des cavités piriformes toujours creusées à l'aide des pattes postérieures, humectées avec le contenu de la vessie (37) et recouvertes après la ponte. Ces nids sont ensuite abandonnés.

Des études assez précises ont été réalisées (50) sur les tortues géantes des îles Galapagos élevées en captivité. Les efforts de ponte commencent le soir et durent de 8 à 12 heures. Une couvée est pondue en 2 à 20 nuits selon la qualité des sites artificiels de ponte. Le nombre d'oeufs par couvée varie de 3 à 8.

Pendant la ponte, les oeufs sont recouverts d'un fluide gélatineux qui ralentit leur descente et amortit leur choc au sol. Le type de sol est cependant en rapport avec le pourcentage de casse et de félure des oeufs durant la ponte : de 1% à 4% pour un sol fin et argileux, près de 60% pour un terrain sableux au zoo de San Diego (67). Les observations réalisées aux Galapagos, montrèrent que les caractéristiques suivantes des sites de nidation constituent le plus important aspect d'un enclos de production :

- le sol doit être relativement fin et former une boue compacte lorqu'il est mouillé, de façon à éviter les risques d'éboulements. Il doit être fortement tassé, couche par couche, formant ainsi une solide surface de travail pour la femelle.

- La profondeur du nid creusée doit pouvoir atteindre 25 cm à 40 cm, sa surface 3 m^2 au minimum afin de laisser quelque liberté de mouvement à la femelle.

9) Incubation

Les conditions physiques, en particulier d'ordre

thermique , réalisées à l'intérieur des nids, sont insuffisantes pour créer une atmosphère constante ; aussi, la durée de l'incubation des oeufs de Reptiles est-elle loin d'avoir la fixité de celle qui caractérise les Oiseaux (75). Les données recueillies après incubation de 6 couvées aux Galapagos en 1970- 1971 montrèrent que plus un nid est précoce pendant la saison de nidation, plus longue est la période d'incubation (50). La lenteur du développement peut varier de 85 à 250 jours, mais dure en général 3 mois même à la température de 30°C (station Darwin-Galapagos).

Cependant, si l'oeuf de tortue n'exige pas de température d'incubation strictement uniforme, en revanche il se rapproche encore quelque peu de celui des Batraciens dont il est issu, par ses besoins en eau. La coque très poreuse permet l'incorporation d'eau à partir du milieu extérieur, d'où une augmentation de poids de 50% à 100%, surtout en fin d'incubation. La liquéfaction du vitellus créant une zone de moindre résistance, l'embryon s'oriente vers le haut, prend contact avec la coquille et y adhère fortement (besoin d'oxygène).

L'incubation artificielle doit répondre à ces exigences écologiques (figure 8). De plus, il importe de maintenir strictement les oeufs dans leur position initiale, du moins tant que les annexes embryonnaires ne sont pas définitivement établies ; ainsi, le transport ou la manipulation trop précoces des oeufs expliquent-ils en grande partie la variabilité des résultats d'incubation de différents centres d'élevage.

10) Eclosion

Le processus d'éclosion des oeufs d'une même couvée réclame de 1 à 6 jours. Après avoir rompu la coquille avec ses pattes postérieures, le jeune ne présente plus trace d'annexes embryonnaires et devient très actif.

Le poids moyen à la naissance des tortues aux Galapagos a été mentionné (50) : 79,7 grammes.

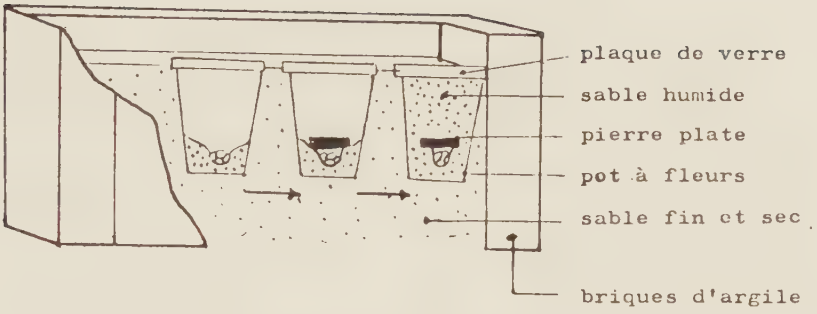


Figure 8 : Système d'incubation d'oeufs de Reptiles en climat désertique (32).

Lieux	Nombre d'oeufs incubés	% d'oeufs fertiles	% d'éclosion
Station Darwin 1966 à 1971	482	71,8	47,9
Zoo de San Diego	258	14,4	7,0
Zoo d'Honolulu	191	32,5	31,1

Résultats d'incubation de tortues géantes des Galapagos

1) Croissance et longévité

a. Croissance

La vitesse de croissance varie pour chaque espèce et dépend de la nourriture, de la température, donc de la localisation géographique de l'animal.

Plusieurs observations (50, 55) conclurent à une croissance des jeunes plus rapide dans la nature qu'en captivité (figure 9). Lors d'un relâchement de jeunes tortues de moins de 5 ans initialement élevées en captivité aux Galapagos, celles-ci mesuraient 33,4 cm et pesaient 3,3 kg. Après 10 mois dans la nature, chacune avait approximativement doublée de poids.

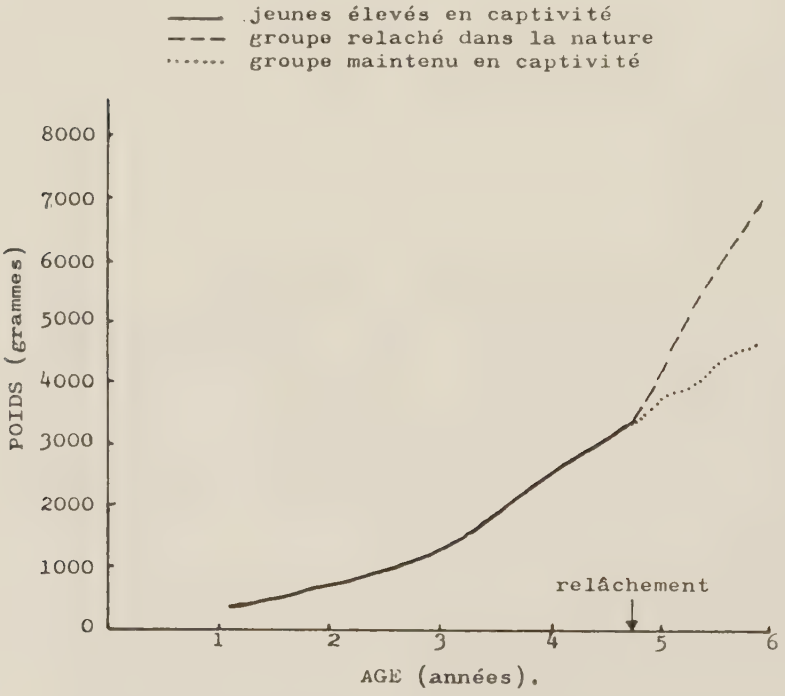


Figure 9 : Courbe de croissance de tortues des Galapagos.

Cependant, des résultats inverses sont observés sur l'atoll d'Aldabra ; sans doute en raison d'une population sauvage trop dense corrélativement à une saison sèche bien marquée (35).

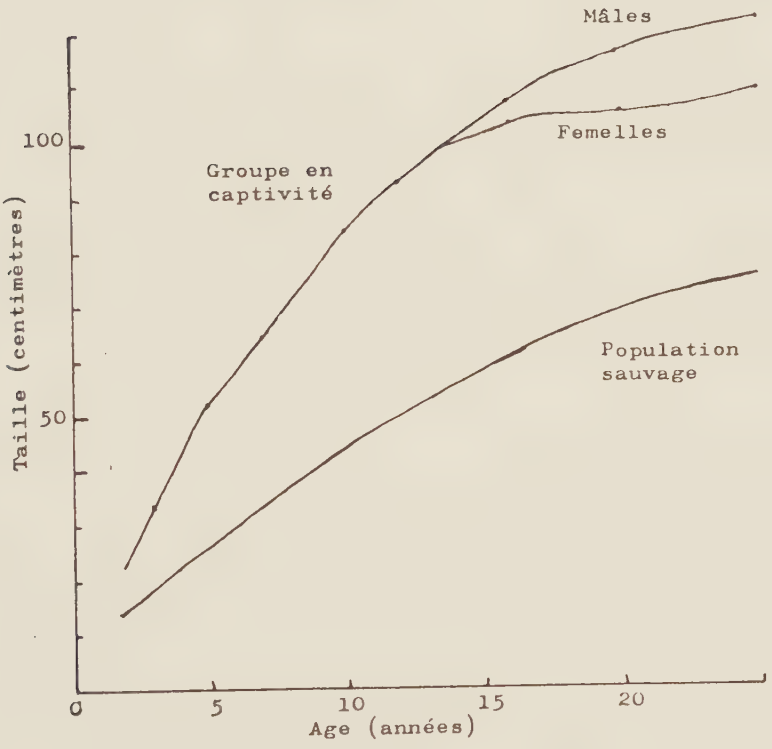


Figure 10 : Courbe de croissance des tortues à Aldabra.

Il semble que la taille adulte soit atteinte entre 20 et 30 ans (36).

b. Longévité

Trois méthodes permettent approximativement d'estimer l'âge des tortues qui est très avancé pour les formes géantes (180 ans, semble-t-il (7, 79)) : la mensuration de l'animal, l'examen des écailles (zone d'accroissement), et le stade du développement sexuel.

Sauzier (62) rapporte en 1892 qu'une tortue gigantesque vivant à l'île Maurice, "serait âgée de deux siècles au moins, ce qui ne l'empêche pas de porter avec aisance sur son dos deux hommes de taille ordinaire."

Darwin raconte : "Les vieilles tortues ne semblent guère mourir que par accident, en tombant, par exemple, du haut d'un précipice ; tout au moins les habitants m'ont affirmé qu'ils n'ont jamais vu une tortue mourir de mort naturelle."

D. DONNEES ECOLOGIQUES

1) Habitat et adaptations

Les adaptations aux divers milieux sont particulièrement nettes chez les Chéloniens qu'il est facile de classer d'après leur morphologie en formes terrestres, palustres et marines. Parmi les formes terrestres, certains caractères évolués, que les grandes espèces possèdent en commun, ont été probablement acquis par convergence ou par évolution parallèle, étant liés eux-mêmes à l'accroissement des dimensions : particularités de la carapace osseuse (figure 10) et surtout des structures du crâne, développement des crêtes maxillaires, de la crista praetemporalis...

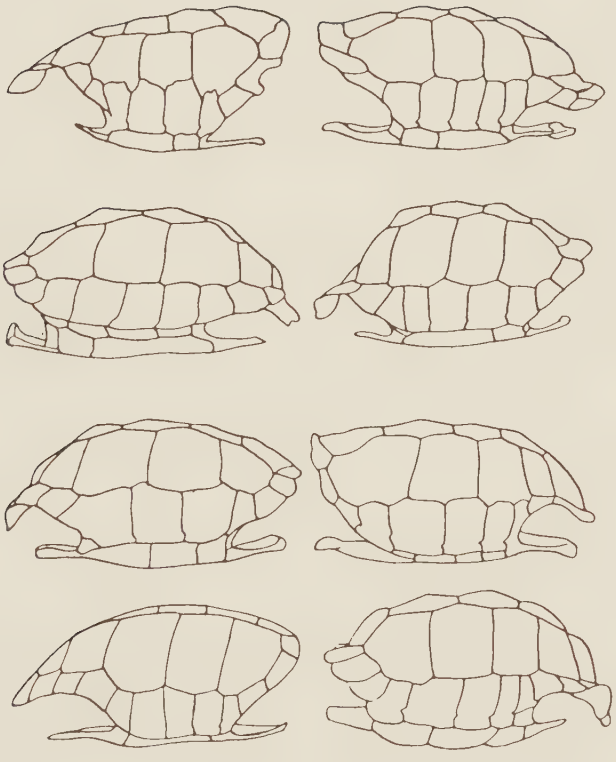


Figure 11 : Profils de carapace de tortues des Galapagos et d'autres espèces géantes d'après PRITCHARD (57).

Cependant, ces grandes espèces sont facilement différenciables selon leur habitat, continental ou insulaire. En effet, l'absence ou la faible pression de sélection des compétiteurs en milieu insulaire (Galapagos, Mascareignes, Aldabra) jusqu'à une époque géologiquement récente, a permis les remarquables adaptations morphologiques suivantes :

- allègement de la carapace avec élargissement de l'ouverture antérieure.

- réduction du plastron (figure 12).

- gigantisme ; les tortues insulaires sont en général plus grandes que les continentales. Une réduction de taille est actuellement observée sur l'île Aldabra en en raison d'une surpopulation de tortues (Bour, R. ; communication personnelle).

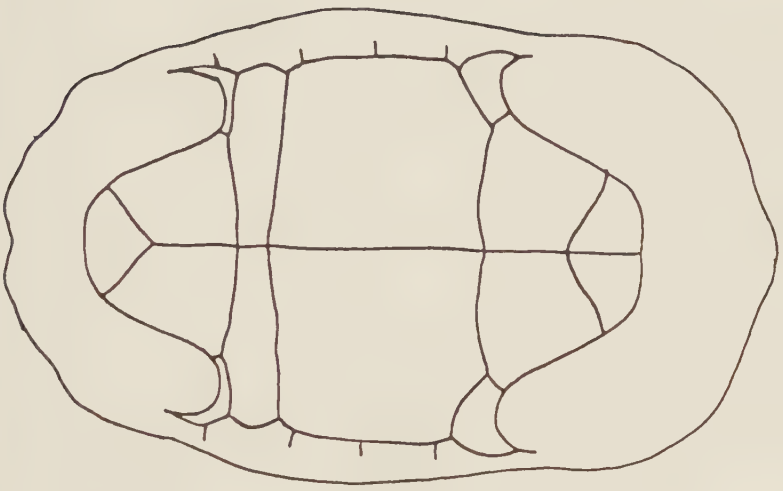
- absence de couleurs mimétiques permettant une homochromie avec la nature (moyen de protection passif). Les tortues insulaires sont toutes de couleur sombre.

- réduction du nombre d'oeufs pondus, semble-t-il.

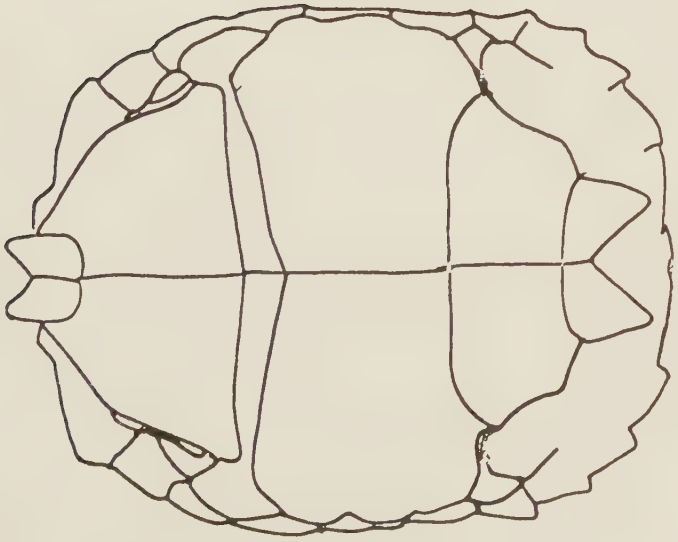
2) Cycles d'activité

Les manifestations vitales (figure 13) qui conditionnent les cycles d'activités quotidiens ou saisonniers correspondent à un équilibre entre les exigences écologiques et les fonctions physiologiques, lesquelles sont soumises à l'influence des facteurs du milieu dont la température joue le rôle le plus important.

Les déplacements quotidiens ont surtout pour but de satisfaire aux necessités alimentaires. Après le refroidissement nocturne, l'animal sort de son abri et s'expose au soleil en vue d'élever sa température au voisinage de son optimum préférentiel (cf. §4, p. 34) ; il peut alors se déplacer à la recherche de son alimentation. Durant la période méridienne, il se met à l'abri pour se protéger d'une insolation et ne reprend son activité que lorque celle-ci est devenue supportable.



LA REUNION
Cylindraspis borbonica Bour, 1978



AFRIQUE
Geochelone sulcata (Miller, 1779)

Figure 12 : Réduction du plastron des grandes espèces insulaires

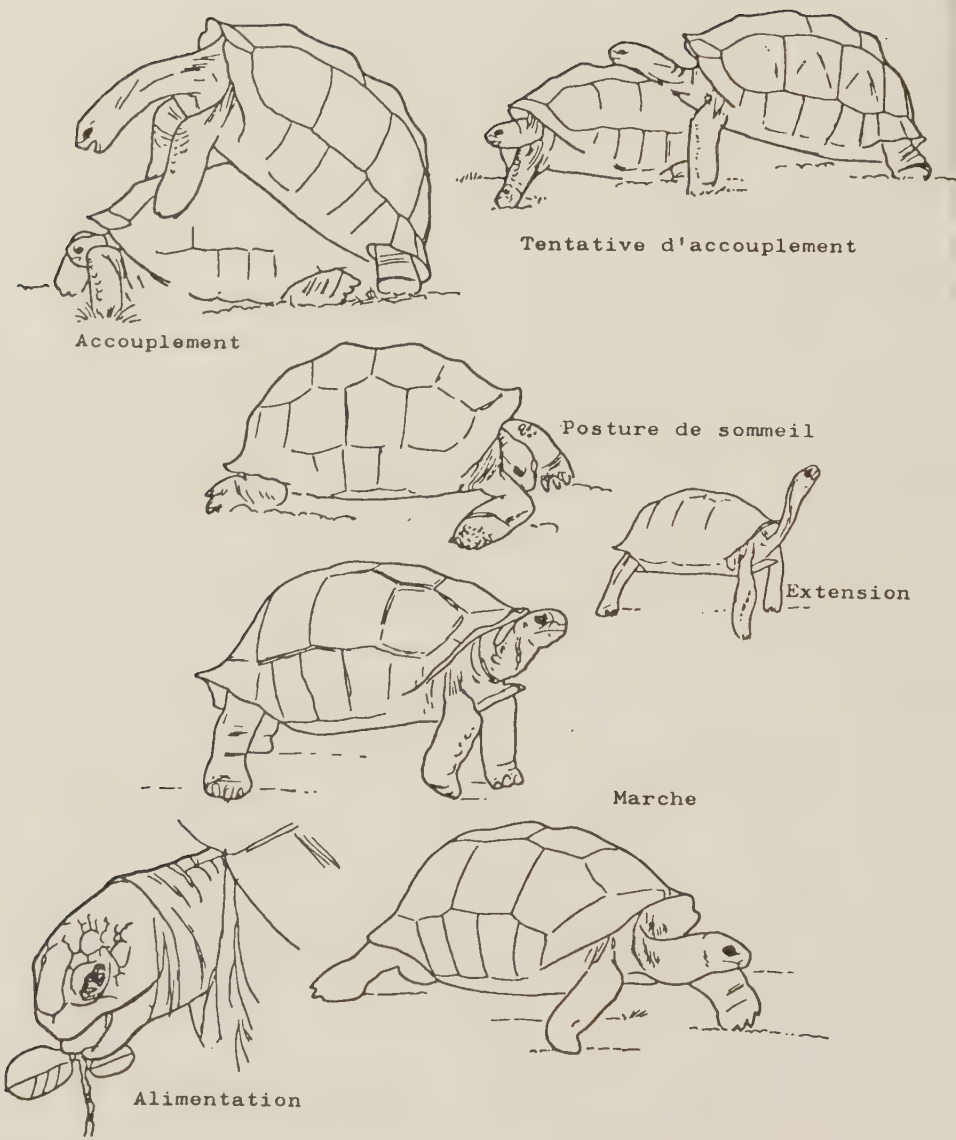


Figure 13 : Quelques manifestations vitales des tortues géantes.

Parfois, ces déplacements effectués de nuit comme de jour, peuvent être importants. Darwin raconte : "J'ai surveillé moi-même une grosse tortue ; elle faisait soixante mètres en dix minutes, ce qui fait trois cent soixante mètres à l'heure ou environ six kilomètres et demi par jour, y compris un peu de temps pour lui permettre de manger en chemin."

Les courbes d'activités annuelles rappellent, par leur profil général, celles du rythme quotidien. Mais dans les régions tropicales où les conditions climatiques sont sensiblement constantes toute l'année, l'activité semble être continue.

La latence "hivernale" (23) correspondant soit à la saison froide, soit à la saison sèche, s'accompagne de modifications physiologiques :

- baisse du métabolisme avec ralentissement du rythme respiratoire et cardiaque.
- perte de poids (toujours très faible).
- variations sanguines

3) Comportement et domaine vital

Les tortues ont un comportement sédentaire et individualiste.

a. Domaine vital

L'étendue du domaine vital dépend des caractéristiques du milieu ; d'une façon générale, plus le biotope est découvert et la nourriture éparse, plus les déplacements sont importants et donc plus le domaine vital étendu. Les tortues relachées sur les îles Galapagos sont retrouvées un an après dans les mêmes zones alors que les individus sauvages occupent des aires beaucoup plus vastes (51).

b. Comportement

Le domaine vital est caractérisé par la parfaite connaissance de ses particularités par son occupant, qui y fait preuve d'une grande assurance. Darwin écrit : "A force de passer par le même chemin, les tortues ont tracé de véritables routes... C'est en suivant ces sentiers que les Espagnols ont pu découvrir les sources."

Si aucun facteur de groupement n'intervient (rareté des emplacements d'insolation), les tortues tendent à s'isoler au maximum mais sans manifester d'intolérance intraspécifique. En dehors de quelques luttes entre mâles au moment de la période d'accouplement, ces animaux ne montrent aucune agressivité les uns envers les autres (17).

Toucher, odorat et goût sont bien développés. L'audition et l'équilibration sont assurées par les oreilles internes et moyennes, seules présentes (85). La vision est excellente notamment dans les gammes du rouge, du bleu et du vert (58). Les moyens de protection, outre la présence de carapace, consistent à rétracter les membres et la tête. Nous citerons encore Darwin : "Les habitants croient que ces animaux sont absolument sourds ; il est certain qu'ils n'entendent pas une personne qui marche immédiatement derrière eux. Rien d'amusant comme de dépasser un de ces gros monstres qui chemine tranquillement ; dès qu'il vous aperçoit il siffle avec force, retire ses jambes et sa tête sous sa carapace et se laisse tomber lourdement sur le sol comme s'il était frappé à mort. Je montais souvent sur leur dos..."

4) Tolérance thermique et thermorégulation

La température corporelle des tortues, ainsi que celle des autres Reptiles et Poïkilothermes dépend des sources extérieures de chaleur (16). Toutefois, les Reptiles ont la possibilité de contrôler et de modifier la température de leur corps afin de la moduler selon les variations thermiques du milieu. Cette thermorégulation implique une étroite

corrélation entre le comportement et les caractères du biotope.

Les températures compatibles avec une vie active sont comprises entre 2 limites extrèmes, le minimum et le maximum létal (23). Entre celles-ci, certaines températures caractéristiques délimitent des tranches thermiques pour chacune desquelles l'activité se manifeste de façon diverse. L'activité s'exerce dans les meilleures conditions notamment de durée pour une température déterminée : l'optimum préférentiel, qui oscille entre 35 et 40°C. Les grandes formes terrestres, qui requièrent une longue insolation avant d'atteindre le maximum critique, bénéficient d'une activité diurne prolongée.

L'élévation de la température interne peut avoir une double origine :

- externe, par absorption directe des radiations solaires ou utilisation de la conductibilité de l'air et du sol (thermorégulation écologique).

- interne, en relation avec le métabolisme (thermorégulation physiologique)

L'aptitude des tortues terrestres à contrôler leur température interne est une notion importante en raison de ses multiples incidences sur l'ensemble des manifestations vitales. Son influence s'exerce non seulement sur leur cycle d'activité mais aussi sur la sélection de leur habitat et leur répartition géographique.

III

ELEMENTS DE ZOOLOGIE

Ce chapitre étudiera l'histoire "zoologique" des tortues de terre géantes pour décrire ensuite leurs situations actuelles et analyser quels facteurs de déclin ont conduit aux mesures de protection et de conservation mises en oeuvre .

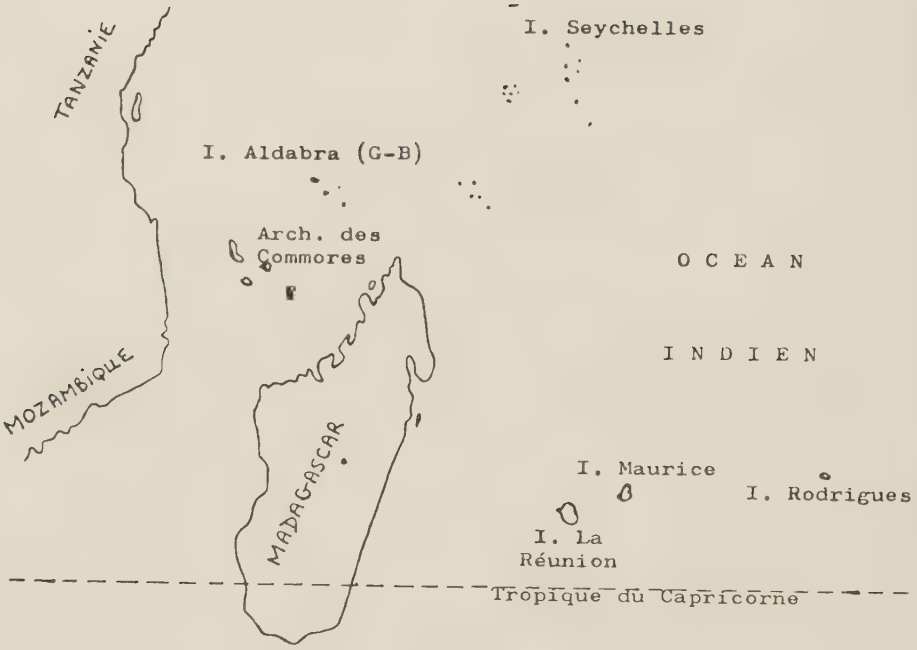
A. HISTORIQUE

Les îles de l'ouest de l'Océan Indien, notamment Madagascar, Aldabra, Seychelles, La Réunion, Maurice et Rodrigues, ainsi que les îles Galapagos (Equateur), (figure 14), constituent une aire biogéographique d'évolution très ancienne des tortues terrestres géantes. Celles-ci furent connues à Madagascar au Crétacé supérieur avec beaucoup d'autres Reptiles géants (Dinausauriens, Serpents, Crocodiles).

Actuellement, les formes les plus grandes ne survivent qu'aux Seychelles et aux Galapagos. L'histoire des tortues des Galapagos et des Mascareignes (La Réunion, Maurice, Rodrigues) permettront d'évaluer le déclin de ces animaux.

1) Histoire des tortues des îles Galapagos

Obéissant aux directives de l'empereur Charles Quint, Fray Tomas de Berlanga, quatrième évêque de Panama, découvrit involontairement l'archipel des Galapagos en 1535. Mais ces îles furent l'objet de nombreuses "redécouvertes" au cours



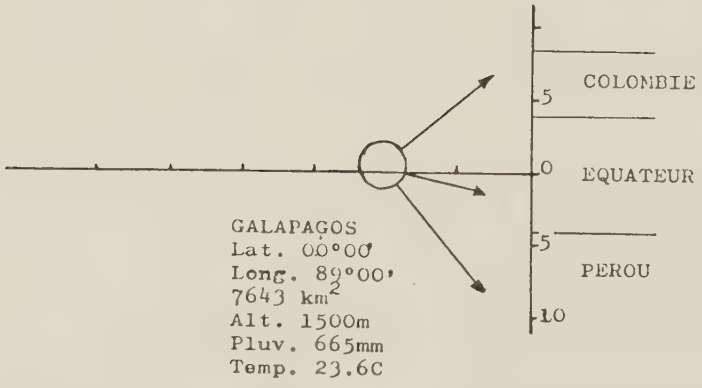


Figure 14 : Principales aires biogéographiques d'évolution des tortues terrestres géantes.

desquelles la plupart d'entre elles reçurent un nouveau nom (le record étant de 8 !). Les "îles enchantées" ont été visitées par des vaisseaux Espagnols au 16ème siècle, servirent de repère aux pirates britanniques, puis constituèrent une escale de plus en plus prisée par les baleiniers jusqu'à la fin du 19ème siècle.

Les premiers Espagnols qui atteignirent les Galapagos ne tardèrent pas à y découvrir les tortues géantes, qui leur apparurent comme la réplique monstrueuse des petites "galapagos" -Chéloniens d'eau douce- qui pullulaient dans les marais de la péninsule Ibérique ; c'est ainsi que l'archipel fut baptisé.

L'archipel des Galapagos est formé de 5 îles importantes, entourées d'autres plus petites et d'immenses rochers (figure 15, p.46). Ces îles sont en fait les sommets de volcans gigantesques qui font surface de chaque côté de l'équateur. L'une d'elles, Fernandina, s'élève à 1500 mètres au dessus du niveau de la mer. La végétation offre des contrastes étonnants où alternent 3 zones caractéristiques : aride, transition et humide.

La conquête de l'archipel par les tortues géantes pose l'énigme de la traversée des quelque 1000 km qui le séparent de l'Amérique du Sud. De nombreuses observations tendent à prouver que les tortues peuvent flotter très longtemps dans l'eau de mer ; les ancêtres sud-américains de ces Reptiles n'étaient pas aussi grands au Miocéne, période où se situe approximativement la colonisation des Galapagos par les animaux. D'autre part, la possibilité d'un transport passif sur des radeaux, tels des troncs d'arbres, est fortement probable.

Il semble que 14 espèces de Chéloniens occupèrent le plus souvent des îles distinctes . Et même dans les endroits où elles cohabitent, comme à Isabela, les croisements sont impossibles étant donné que les populations se trouvent confinées chacune sur l'un des 5 volcans de l'île et qu'elles

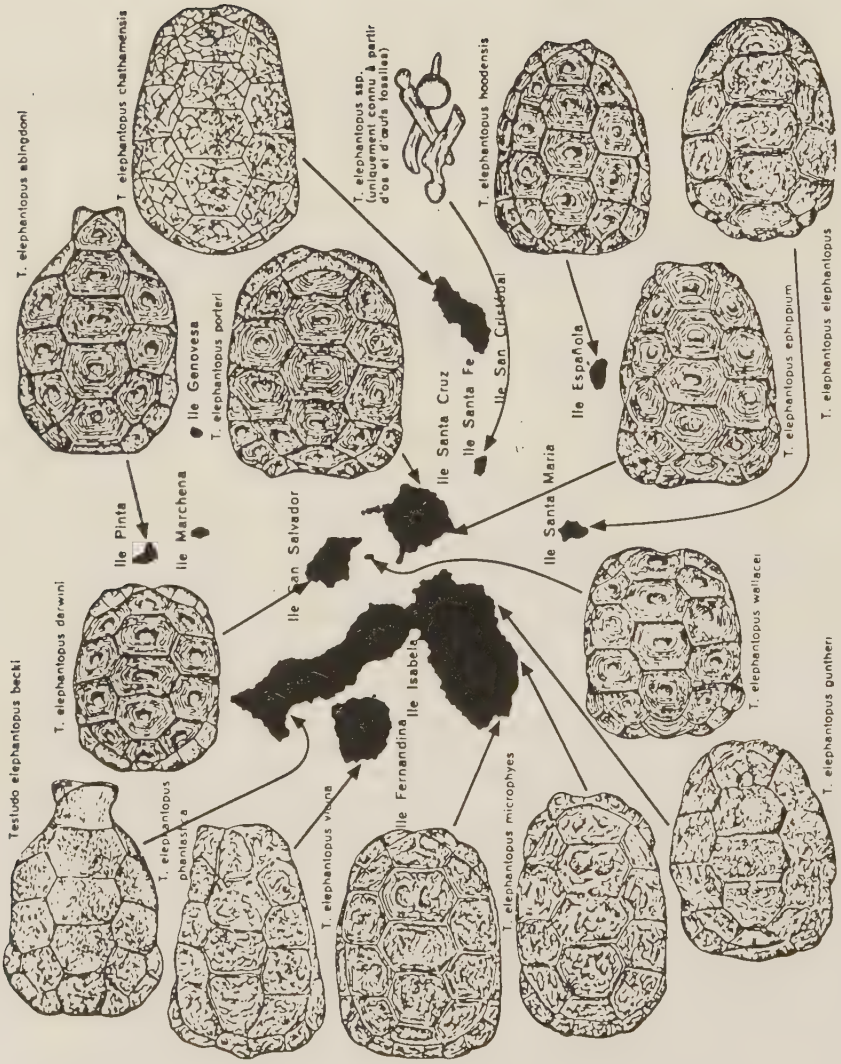


Figure 15 : Répartition des tortues des Galapagos sur les différentes îles de l'archipel (ancienne systématique)

ne peuvent franchir la distance qui les sépare.

Lors de la 1ère découverte des îles, les tortues y vivaient par milliers ; si l'on en croit un visiteur de l'époque, on pouvait se déplacer sur l'île Isabela en marchant d'une carapace à l'autre ! Elles étaient spécifiquement réparties sur une dizaine d'îles (figure 15, p. 46) :

- Pinta (Abingdon)

Abondantes en 1882 ; rares en 1900.

- San Salvador (James)

Abondantes en 1812 ; très rares en 1870.

- Pinzon (Ducan)

Abondantes en 1905 ; rares en 1962 ; 90 spécimens en 1964.

- Santa Cruz (Chavez, Indéfatigable)

Abondantes en 1870.

- Santa Fe (Barrington)

Présentes jusqu'en 1853 ; aujourd'hui éteintes.

- San Cristobal (Chatham)

Abondantes en 1813 ; rares en 1863.

- Espanola (Hood)

Abondantes en 1831 ; rares en 1853.

- Santa Maria (Floreana) (Charles)

Très abondantes en 1812 ; éteintes vers 1850.

- Fernandina (Narborough)

Peut-être éteintes.

- Isabela (Albemarle)

Abondantes en 1860.

2) Histoire des tortues des Mascareignes

Les tortues des îles Mascareignes ont été totalement exterminées en quelques décennies (voir tableau) alors qu'on estime qu'au moins 300 000 tortues cohabitaient uniquement à Rodrigues vers la fin du 17ème siècle. Ces tortues ne sont

connues que par les récits des navigateurs, par quelques dessins et par la recherche de leurs squelettes et de leurs carapaces fossiles.

	La Réunion (Bourbon) 2 511 km^2	Maurice (Ile de France) 1 865 km^2	Rodrigues 104 km^2
	Découverte des îles par les Arabes entre le 10ème et le 14ème siècle ?		
Découverte par les Européens	D. Dias (Portugal) Août 1500	D. Dias (Portugal) Juillet 1500	D. Rodrigues (Portugal) Février 1528
Occupation permanente	1663 Français	1638 Néerlandais	vers 1735 Français
Première mention des tortues	1611	1598	1627
Exploitation intensive des tortues	1675-1750 (Français)	1638-1710 (Néerlandais)	1735-1770 (Français)
Extinction	vers 1840	vers 1735	vers 1804
Première découverte d'ossements	1854 : Maillard	vers 1800 : Néraud	1789 : Labistour

B. SITUATIONS ACTUELLES

- Galapagos :

Les tortues des Galapagos sont aujourd'hui des animaux rares et l'ensemble de l'archipel ne compte guère plus de 6 000 individus. En ajoutant les observations de plusieurs auteurs (47, 50, 69), la situation actuelle peut se décrire comme suit :

. 2 espèces sont éteintes depuis plus d'un siècle sur Santa Fe et Santa Maria.

. La tortue de Fernandina semble avoir disparu ; elle n'a pas été trouvée depuis 1906 mais pourrait survivre dans des zones qui n'ont pas encore été explorées

. Les populations de Pinta et d'Espanola sont extrêmement faibles. Même s'il restait quelques vieux individus, leur survie dans ces îles serait très problématique et leur reproduction presque impossible. Les femelles observées ont du lichen sur leur carapace, ce qui prouve qu'aucune tentative récente d'accouplement n'a eu lieu (38). La tortue de Pinta a été redécouverte en 1971 alors qu'elle semblait avoir disparu.

. Les tortues des îles Pinzon, San Cristobal, San Salvador et celles du sud d'Isabela, décroissent numériquement et sont constituées presque entièrement d'adultes. Très peu de jeunes survivent en raison de la prédation occasionnée par les Mammifères introduits.

. La population de Santa Cruz, assez bien protégée, semble stable ou diminue lentement (environ 2 000 individus actuellement).

. Les tortues du centre et du nord d'Isabela sont nombreuses et comprennent beaucoup de jeunes.

En résumé, les tortues des Galapagos ne sont encore communes que sur Santa Cruz et Isabela.

- - Seychelles (Aldabra)

Quand les Européens atteignirent les nombreuses petites îles de l'ouest de l'Océan Indien, ils rencontrèrent des tortues géantes sur la plupart d'entre elles.
Toutes ces populations se sont éteintes au début du 19ème siècle, sauf sur Aldabra où la persistance des tortues peut-être attribuée à la presque complète absence de prédateurs.

Cet atoll est composé de 4 îles dont 3 abritent des tortues (figure 16). La population totale, estimée à 150 000 (11), se distribue sur les aires cotières, où la végétation "ouverte" est composée d'herbes et d'arbrisseaux variés. Le climat comprend 2 saisons distinctes : humide de novembre à avril, sèche de mai à octobre (71).

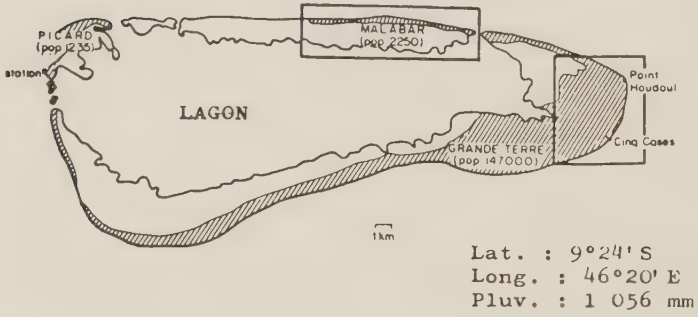


Figure 16 : Principales aires de distribution des tortues d'Aldabra (Les zones d'études sont encadrées).

- Afrique :

Peu de données sont disponibles sur les 2 grandes tortues d'Afrique. Il semble que Geochelone sulcata soit abondante en Ethiopie.

Remarque : La comparaison de la distribution des tortues géantes, en particulier des Chelonoidis des Galapagos, avec celle de leurs parasites, et notamment de leurs tiques (Acariens, Ixodida), montre une spécification conjointe des hôtes et des parasites (Morel, P.C. (53) ; communication personnelle). Ainsi trois espèces d'Amblyomma (s.g. Walkeriana), présentant la morphologie la plus archaïque parmi les espèces de ce genre, se répartissent diversement selon les îles (A. pilosum : San Salvador, Pinzon ; A. macfarlandi : Santa Cruz, sud d'Isabela ; A. usingeri : nord et centre d'Isabela (43)). La seule tique totalement parasite d'un vertébré (aucune phase libre), Microargas transversus, qui se retrouve chez 4 espèces de tortues sur 5 îles différentes, semblerait être un parasite récent.

C. FACTEURS DE DECLIN

L'homme a constitué, directement et indirectement, la principale cause de déclin ou de disparition des tortues géantes. Dès la découverte des Galapagos, l'influence de l'homme fut immédiatement des plus nuisibles, étant donnée la faible superficie de l'archipel. De plus, aucun des animaux ne manifestait, de même qu'aujourd'hui, cette crainte instinctive de l'homme qui constitue sa meilleure chance de salut.

1) Exploitation abusive

"Quand on attrape une tortue, on commence ordinairement par faire une ouverture dans la peau, auprès de la queue, pour voir si le gras, sous la carapace, remplit tout l'espace vide. Si la tortue n'est pas assez grasse, on la laisse aller et on dit qu'elle ne se porte pas plus mal après cette étrange opération." Darwin.

Aux Galapagos, les tortues souffrirent les premières de l'action humaine. Ces géants inoffensifs et sans défense constituant une réserve de viande et de graisse hautement appréciée, des navires vinrent spécialement les chasser. La graisse était recueillie et fondue pour obtenir de 4 à 11 litres d'une huile réputée par animal. L'examen du journal de bord de 150 baleiniers américains a permis d'avancer le nombre de 15 000 victimes pour la période de 1811 à 1844 (76). Bauer pense que 10 millions de tortues ont été massacrées aux Galapagos depuis leur découverte (27).

Madagascar et les îles avoisinantes montrent d'une manière générale comment une faune très évoluée peut disparaître devant la "civilisation". Vaillant (78) a relevé dans le rapport d'un officier de marine qu'au 17ème siècle "les arabes achetaient à Masselage (baie de Bali) beaucoup de tortues " ! Même à Aldabra, dernier refuge des gigantesques tortues terrestres, leur population a connu de graves dangers à la suite de projets d'aménagement, de colonisation et implantations militaires, heureusement abandonnés.

En Afrique, les grandes tortues doivent sans doute leur survie au fait que ces animaux ne sont en général pas consommés.

2) Prédation et concurrence

L'ensemble des Reptiles des Galapagos souffrit gravement de l'introduction d'animaux domestiques (figure 17). Dès le 17ème siècle, les corsaires anglais y introduisirent les chèvres qui se multiplièrent très rapidement et détruisirent progressivement le couvert végétal d'où une compétition pour les ressources alimentaires. Les Espagnols amenèrent ensuite les chiens pour exterminer les chèvres, véritables ressources de guerre de leurs ennemis anglais. Ces carnivores préfèrent chasser les jeunes tortues et les iguanes, plus faciles à capturer. Le bétail, les porcs, les rats et les souris, introduits à la même époque, contribuèrent eux aussi à la dégradation du couvert végétal.

Figure 17: Espèces animales domestiques redevenues sauvages sur les différentes îles de l'archipel.

Données de Bowman (13) complétées par les observations de Lévêque (47).

	Chèvre	Ane	Bétail	Porc	Rat	Souris	Chat	Chien
Pinta	X							
San Salvador	X	X		X			?	
Pinzon					X			
Santa Cruz	X	X	X	X	X	X	X	
Santa Fe	X							
San Cristobal	X	X	X	X	X	X	X	?
Espanola	X							
Santa Maria	X	X	X	X	X	X	X	?
Fernandina								
Isabela	X	X	X	X	X	?	X	X

N.B. : De plus, des chevaux se promènent en toute liberté sur San Cristobal au moins, et des moutons ont été introduits à Santa Cruz pour la première fois en 1961.

Les porcs comptent parmi les plus malfaisants, car ils détruisent systématiquement les oeufs enterrés sous une faible épaisseur de sable. J. Dorst (27) estime "qu'à l'époque actuelle, seul un oeuf sur 10 000 donnera naissance à une tortue qui atteindra un pied de longueur, taille au-delà de laquelle elle est à l'abri de ses ennemis, sauf l'homme pour lequel elle présente dès lors de l'intérêt !". L'introduction de plantes telles que le Guayabo (Psidium guajava L.), la Balsa (Ochroma lagopus Sw.), les orangers et citronniers

(Citrus spp...) contribua aussi à détruire l'équilibre biologique des communautés végétales et animales autochtones (84). La régression de la végétation ne se traduit pas seulement par une carence d'aliments pour les animaux indigènes, mais elle ouvre la porte à une érosion des sols.

Sur Aldabra, crabes de terre, oiseaux et chats sauvages sont des agents prédateurs d'oeufs et de jeunes. Les chiens sauvages, jadis présents, sont maintenant exterminés. Les tortues dont la carapace atteint 50 à 60 cm de longueur en courbe sont à l'abri de toute prédation.

3) Continuation de la collecte

Actuellement, l'homme utilise principalement les tortues à 3 fins : alimentaire, décorative et expérimentale. Les tortues géantes font en outre l'objet d'un commerce international pour l'approvisionnement des zoos, des musées et des collections personnelles.

Malgré de sévères lois de protection intéressant aussi bien la flore que la faune, que le gouvernement de l'Equateur a édictées dès 1934, l'exploitation humaine continue aux Galapagos mais constitue cependant un problème relativement mineur. Les colons, dont le nombre limité à environ 5 000 personnes , braconnent quelques tortues pour la viande et l'huile qui aurait des propriétés médicinales, ou les capturent pour l'exportation. L'application des lois réclame un plus grand nombre de patrouilleurs, particulièrement sur certaines zones côtières faciles d'accès, comme à Isabela où la plupart du braconnage a lieu.

A Madagascar, où il existe encore quelques spécimens de 2 tortues de taille moyenne, Asterochelys radiata et A. yniphora, les gens les capturent uniquement pour le plaisir d'en posséder, et par suite dans l'espoir de les vendre à bon prix (3).

La tortue d'Aldabra (Aldabrachelys gigantea) est encore "récoltée" pour l'alimentation humaine.

4) Extinction naturelle

Les périodes de crise qui ont séparé les périodes d'expansion des Reptiles amenèrent leur déclin et l'expansion des Mammifères à la fin du Crétacé supérieur.

Au tertiaire, crocodiles et tortues de grande taille habitent encore nos régions. Au quaternaire, les glaciations font reculer dans le monde entier les Reptiles jusqu'à leur aire de répartition actuelle. Les formes les plus grandes ne dépassent pas la zone tropicale humide. Sous nos climats tempérés, seuls quelques formes de petite taille ont pu se maintenir alors que dans les régions chaudes, les Reptiles prospèrent encore (exemple : Squamates).

Seul le destin de la tortue de Fernandina aux Galapagos (probablement éteinte) semble avoir été déterminé par des causes naturelles parce que l'homme n'a jamais exploité cette île difficile d'accès et n'y a pas introduit d'animaux (55). Ce sont sans doute les éruptions volcaniques encore assez fréquentes qui en ont tuées un grand nombre (47).

En conclusion, l'exploitation abusive par l'homme a jadis constitué le facteur de déclin des populations de tortues géantes le plus sévère, actuellement relayé par les compétiteurs et prédateurs animaux. Aux Galapagos, 8 espèces sont plus ou moins sérieusement menacées d'extinction par les dangers suivants :

- très faible effectif.
- prédation des nids et/ou des jeunes.
- compétition pour les ressources alimentaires.

D. MESURES DE PROTECTION ET DE CONSERVATION

1) Mesures législatives

La première mesure de protection des espèces menacées d'extinction (les tortues des Galapagos sont inscrites dans le "livre rouge" édité par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature et de ses Ressources -U.I.C.N.-) est toujours la protection juridique.

La convention Africaine pour la conservation de la Nature et des Ressources Naturelles, dite Convention d'Alger, stipule que "la chasse, l'abattage, la capture ou la collecte des spécimens (inscrits) ne seront permis que sur autorisation délivrée dans chaque cas par l'autorité supérieure compétente en la matière et seulement, soit si l'intérêt national le nécessite, soit dans un but scientifique".

La convention de Washington, signée en 1973, règle le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction.

En 1957, l'UNESCO eut pour mission de se rendre compte de l'état exact des Galapagos. Dans son rapport, l'organisme international conseilla d'ouvrir des réserves et un centre de recherche, la station Darwin qui fut créée en 1959 à Santa Cruz. La loi Equatorienne transformant toutes les îles Galapagos en parc national et interdisant tout trafic d'oeufs et d'animaux, a été édictée en 1959 (Registre officiel n° 873, 20 juillet 1959, Quito, Equateur). Une nouvelle loi sur la "protection de la faune sauvage et les ressources Ichthyologiques", promulguée en 1970, a pour but de stopper l'exportation illicite de tortues des îles vers le continent sud-américain puis vers l'Europe les U.S.A. ou d'autres pays (49).

2) Méthodes de conservation aux Galapagos

Trois méthodes sont utilisées pour préserver les différentes espèces de tortues :

- contrôle ou extermination des populations de Mammifères introduits

L'utilisation de poisons semble trop dangereuse bien que certains projets envisagent de cette façon l'extermination des rats noirs. Actuellement, seule la chasse systématique est pratiquable quoique cette méthode requiert de grandes dépenses en main d'oeuvre, en temps et en argent. De vastes campagnes ont permis, par exemple, de réduire de moitié la population de chèvres sur Pinta (18 000 chèvres tuées en moins d'un an !), de les éliminer sur Santa Fe. Il est cependant peu probable que les Mammifères introduits soient ainsi totalement exterminables de l'archipel, notamment sur les grandes îles à végétation dense.

- protection des nids

. contre les Porcs :

Certains nids sont protégés par de simples enclos en pierre, mesurant 1,5 à 2 mètres de diamètre et 1 mètre de hauteur. Ces dimensions empêchent la prédation des Porcs tout en conservant l'ensoleillement de la surface au sol. Cette technique très efficace a permis de constater qu'1 seul nid a été détruit sur 262 protégés entre 1970 et 1972 (51). Les oeufs sont, soit transportés à la station Darwin en fin d'incubation (voir §9 p.30), soit abandonnés aux conditions naturelles.

. contre les Chiens :

Les enclos construits contre les Porcs n'empêchent pas les Chiens d'y pénétrer et de détruire les nids. En cas de nécessité, ces enclos sont remplacés par des cages à mailles en fil de fer.

- élevage à la station Darwin

Le progamme d'élevage, commencé en 1965 et établi en concertation avec le service du parc National, ne concerne que les 8 espèces les plus en danger. Deux méthodes sont utilisées :

. une colonie de production est réservée aux espèces dont l'accouplement n'a pas lieu dans la nature (tortues de Pinta et d'Espanola).

. l'incubation artificielle, l'élevage des couvées et le repeuplement éventuel des îles sont appliqués pour les espèces dont l'accouplement et la nidation ont lieu dans la nature, mais pour lesquelles les prédateurs détruisent la plupart des nids et/ou des jeunes.

3) Elevage en captivité

La finalité d'un élevage, notamment pour le cas des tortues terrestres, peut être résumée de la façon suivante :

- conservation des espèces : maintenir en captivité des stocks génétiques d'espèces rares et/ou menacées dans leur survie.

- repeuplements : production de spécimens destinés à être réintroduits dans leurs milieux naturels.

- recherche : l'élevage peut servir la recherche appliquée à la conservation des espèces aussi bien que la recherche fondamentale, sans qu'il soit nécessaire de récolter du matériel sur le terrain.

- commerce : production de spécimens dans l'intention de substituer des animaux produits en élevage à ceux récoltés dans la nature ; pour l'alimentation humaine, les animaux d'élevage peuvent appartenir à d'autres espèces que celles menacées.

Il n'existe pas de recensement complet des tortues géantes à travers le monde. En 1971, l'International Zoo Yearbook rapporta un total de 278 tortues des Galapagos réparties en 61 collections (48) ; cependant, la plupart de ces collections ne comprennent qu'un ou quelques spécimens d'espèces incomplètement identifiées.

Le zoo d'Honolulu (Hawaii, U.S.A.) qui possédait 11 tortues adultes de l'espèce Chelonoidis elephantopus, a

commencé un programme d'élevage en 1966 (75). De nombreux aménagements ont permis d'obtenir 52 jeunes en 4 ans. Ce succès conduisit à un accord international prévoyant le dépôt de tortues en provenance d'autres zoos afin de les faire reproduire en vue de créer ainsi d'autres colonies d'élevage.

Quelques autres zoos ont réussi à faire reproduire des tortues géantes. Par exemple, un couple de Geochelone sulcata, ramené du Niger, a fournit 4 jeunes dans un parc zoologique de Lyon en 1976 (8).

4) Choix d'intervention

Les élevages en captivité d'espèces rares ont parfois donné des résultats exceptionnels, mais sont vivement critiqués du fait que les animaux sont soustraits de leur habitat d'origine ("Les espèces rares font partie intégrante des biens culturels de leur pays d'origine, les enlever à ce dernier est considéré comme un abus et même un vol." UNESCO) Ainsi, le transfert d'une espèce menacée hors de son habitat naturel ne s'impose qu'en dernier recours, notamment lorsque son aire d'origine lui est devenu hostile à cause des prédateurs et/ou de l'action abusive de l'homme.

De nombreux avantages sont inhérents à la conduite de programmes d'élevage et de repeuplement aux Galapagos plutôt qu'en un autre lieu :

. conditions naturelles du climat, de l'habitat, de l'alimentation, des zones de nidation, de pathologie...

. faible coût de transport des adultes et des oeufs vers les colonies d'élevage ou le centre d'incubation, des jeunes vers les zones de repeuplement.

. limitation des problèmes de consanguinité et de dérive génétique rencontrés dans des centres d'élevage à effectif réduit dont le retour aux Galapagos permettrait d'accroître la variabilité génétique (par exemple

la société zoologique de New York a renvoyé une femelle adulte en 1971.)

. valeur éducative de la station Darwin où une partie de la population locale travaille. Colons et touristes (limités à 12 000 par an) sont ainsi sensibilisés à la conservation des îles.

Par ailleurs, toutes les sociétés zoologiques possédant un nombre important de tortues géantes, devraient, comme le zoo d'Honolulu, favoriser la reproduction de ces animaux pour approvisionner d'autres collections et repeupler les aires d'origine.

Nous n'avons pas tant besoin de tortues et d'iguanes que des qualités humaines nécessaires à les sauver.

Jean Dorst

IV

CONCLUSION

La principale caractéristique de la biologie des tortues terrestres géantes est leur adaptation intime aux facteurs écologiques de leur habitat naturel. Ainsi, loin d'être menacées d'extinction naturelle, les espèces insulaires font preuve d'un dynamisme évolutif remarquable en développant des mécanismes adaptatifs particuliers que la recherche n'a pas encore totalement démontrés; c'est aussi ce dynamisme, véritable moteur de la diversification des espèces aux Galapagos, qui inspira à Darwin sa géniale théorie révolutionnaire, "De l'origine des espèces par voie de sélection naturelle" publiée en 1859.

Aujourd'hui, les grandes tortues terrestres sont menacées de disparition totale (sauf à Aldabra) en raison de la présence de prédateurs dans leur habitat naturel et de la continuation de la collecte. L'archipel des Galapagos a le triste privilège de compter parmi les zones où la nature a été la plus malmenée dans le monde entier. Son avenir devra s'harmoniser entre les partisans d'une protection poussée à l'extrême et ceux de la conservation alliée au tourisme.

Vu : Le Professeur de l'Ecole Vétérinaire
rapporteur

Professeur FALIU

Vu : Le Directeur de l'Ecole
Vétérinaire

Professeur R. LAUTIE

u : Le Président de la Thèse

Professeur LARROUY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER
Toulouse, le 15 OCT 19[illegible]
L'Administrateur provisoire de
l'Université Paul Sabatier

Professeur BANCEL

BIBLIOGRAPHIE

(1) ACOSTA-SOLIS, M (1963). -Protection and conservation problems on the Galapagos islands- Occas. Papers Calif. Acad. Sci., 44 : 141-146.

(2) ALPERT, L (1963). -The climate of the Galapagos islands- Occas. Papers Calif. Acad. Sci., 44 : 21-44

(3) ANDRIANARIVO, A.J (1977). -L'Angonoka survivra-t-elle?- Mémoire de fin d'études. Université de Madagascar.

(4) ARNOLD, E.N (1979). -Indian Ocean giant tortoises : Their systematic and island adaptations- Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 286 : 127-145.

(5) AUFFENBERG, W (1969) -Tortoise behavior and survival- Skokie, Ill : Rand-Mc Nally. University of Colorado.

(6) BAUDY, R.E (1970). -In quest of Geochelone radiata- Int. Turt. Tort. Soc. J. 4 : 19-23, 27.

(7) BELLAIRS, A (1971). -Les Reptiles. La grande encyclopédie de la Nature- Ed. Bordas : 390-767.

(8) BOISSON, D et CHAPON, N (1977). -Reproduction en captivité de Testudo sulcata- Aquarama 11, n° 38 : 40-42

(9) BOUR, R (1980). -Essai sur la taxinomie des Testudinidae actuels (Reptilia, Chelonii)- Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 4ème sér., 2 : 541-546.

(10) BOURN, D (1976). -The giant tortoise population on Aldabra (Cryptodira : Testudinidae), part 1 : Preliminary results- Zool afr., 11 : 275-284.

(11) BOURN, D & COE, M.J (1978). -The size, structure and distribution of the giant tortoise population of Aldabra- Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 282 : 139-175

(12) BOURN, D & COE, M.J (1979). -Features of tortoise mortality and decomposition on Aldabra- Phil. Trans. R. Soc. Lond., B 286 : 189-193.

(13) BOWMAN, R.I (1960). -Report on a biological reconnaissance of the Galapagos Islands during 1957- UNESCO Report, Paris.

(14) BROGARD, J.J.M (1980). -Les maladies bactériennes et virales des Reptiles- Etude bibliographique. Thèse pour le doctorat vétérinaire. Toulouse.

(15) BRUMWELL, M.J (1940) -Notes on the courtship of the Turtle, Terrapene ornata- Copeia, 2 : 108-111.

(16) BULLOCK, T.H (1955). -Compensations for temperature in the metabolism and activity of poïkilotherms- Biol. Rev., 30 : 311-342.

(17) CAGLE, F.R (1944). -Home range, homing behavior and migration in Turtles- Misc. Publ. Zool. Univ. Michigan, 61 : 1-34.

(18) CAMPBELL, J (1972). -Observation on the central american river turtle at Fort Worth Zoo. Int. Zoo Yb., 12 : 192-198.

(19) CARPENTER, C.C (1966). -Notes on the behavior and ecology of the giant tortoise on Santa Cruz Island- Proc. Okla. Acad. Sci., 46 : 28-32.

(20) CARR, A (1968). -Les Reptiles- Coll. Time-Life : 128 p.

(21) CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L (1968). -Thermorégulation in tortoises- Nature, Land., 217[1]: 575.

(22) CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L (1970). -On the biology of the desert tortoise Testudo sulcata in Sudan- Zool. Lond., 160 : 17-33.

(23) COWLES, R.B & BOGERT, C.M (1944). -A preliminary study of the thermal requirements of desert Reptiles- Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N-Y., 83, 5 : 267-295.

(24) CUNNINGHAM, B & HURWITZ, A.P (1936). -Water absorption by reptile eggs during incubation- Ibid., 70 : 590-595

(25) DARWIN, C (1833). -Voyage d'un naturaliste : De la Terre de Feu aux Galapagos- Texte intégral. Coll. FM/La Découverte. Paris. : 223 p.

(26) DE SOLA, R (1930). -The Liebespiel of Testudo vandenburghi, a new name for the Mid-Albemarle Island Galapagos Tortoise- Copeia : 79-80.

(27) DORST, J (1978). -Avant que Nature meure- 6ème édition revue et augmentée. Editions Delachaux & Niestlé S.A, Neuchâtel : 557 p.

(28) DUMERIL, A.M.C & BIBRON, G (1835). - Herpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles- Vol. 2 Paris : Roret.

(29) EIBL-EIBESFELDT, I (1959). -Survey on the Galapagos Islands- UNESCO Mission Reports 8 : 1-31.

(30) GARMAN, S (1917). -The Galapagos tortoises- Mem. Mus. Comp. zool. Harv., 30 : 261-296.

(31) GAUMER, A.E & GOODNIGHT, C.J (1957). -Some aspects of the comparative haematology of Turtles as related to their activity - Amer. Midland Naturalist., 58 : 332-340.

(32) GAUTHIER, R (1966). -Méthode para-naturelle pour l'incubation des oeufs de reptiles, appliquée en climat désertique- Bull. de l'I.F.A.N. T. XXVIII, sér. A. n° 2 : 856-858.

(33) GAYMER, R (1966). -Aldabra-the case for conserving this coral atoll- Oryx, 8 : 348-352.

(34) GAYMER, R (1967). - Aldabra's giant tortoises- Animals 10, 4 : 192-193.

(35) GAYMER, R (1968). -The Indian Ocean giant tortoise Testudo gigantea on Aldabra- J. Zool. Lond., 154 : 341-363.

(36) GRUBB, P (1971). -The growth, ecology and population structure of giant tortoise on Aldabra- Phil. Trans. R. Soc. Lond., B. 260 : 327-372.

(37) GUIBE, J (1970). -La reproduction- In : Traité de Zoologie. Ed. Masson et Cie. Tome XIV, Fasc. III 1 427 p.

(38) HENDRICKSON, J.R & WEBER, W.A (1964). -Lichens on Galapagos giant tortoise- Science 144 : 1463.

(39) HENDRICKSON, J.R (1966). -The Galapagos Tortoise, Geochelone Fitzinger, 1835 (Testudo Linnaeus, 1758 in part)- Proc. Symp. Galapagos Int. Sci. Proj. : 252-257.

(40) HILDEBRANDT, S.F (1932). -Growth of Diamond Terrapin- Zoologica N.Y., 9, 11 : 551-563.

(41) HNATIUK, R.J, WOODELL, S.R.J & BOURN, D.M (1976). -Giant tortoise and vegetation interactions on Aldabra atoll- Part 2 : Coastal. Biol. Cons., 9 : 305-316.

(42) HUTTON, K.E (1961). -Blood volume, corpuscular constants ans shell weight in turtles- Amer. J. Physiol., 200 : 1004-1006.

(43) KEIRANS, J.E ; HOOGSTRAAL, H & CLIFFORD, C (1973). -The Amblyomma (Acarina : Ixodidae) Parasitic on Giant Tortoises (Reptilia : Testudinidae)- Annals of the Entomological society of America. Vol. 66, n° 3 : 673-688.

(44) KUSCHEL, G (1963). -Composition and relationship of the terrestrial faunas of easter, Juan Fernandez, Desventuradas and Galapagos Islands- Occas. Papers. Calif. Acad. Sci., 44 : 79-95.

(45) La Faune (1980). -Les tortues géantes des Galapagos- Tome 9, chap. 119 : 267-270.

(46) LEGLER, J.M (1956). -A simple and practical method of artificially incubating reptile eggs- Herpetologica 12 : 290.

(47) LEVEQUE, R (1963). -Le statut actuel des Vertébrés rares et menacés de l'archipel des Galapagos- La Terre et la vie, 4 : 397-430.

(48) LUCAS, J & DUPLAIX-HALL, N (1972). -Census of rare animals- Int. Zoo. Yb 12 : 406-407.

(49) MAC FARLAND, C.G & BLACK, J (1971). -The law and the Galapagos- Int. Turtle Tortoise Soc., 5 : 36-37.

(50) MAC FARLAND, C.G, VILLA, J & TORO, B (1974 a). -The Galapagos giant tortoises (Geochelone elephantopus) Part. I : Status of the surviving populations- Biol. Cons., 6 : 118-133.

(51) MAC FARLAND, C.G, VILLA, J & TORO, B (1974 b). -The Galapagos giant tortoises (Geochelone elephantopus) Part. II : Conservations methods- Biol. Cons., 6 : 198-212.

(52) MARISCAL, R.N (1969). -Charles Darwin and Conservation in the Galapagos Islands- Biol. Cons., 2 : 44-46.

(53) MOREL, P - Professeur à l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux. 94700 - Maisons-Alfort, France.

(54) MULLER, P (1977). -Tiergeographie. Stuttgart : 1-268.

(55) PERRY, R (1970). -Tortoise rearing in the Galapagos Islands- Zoonooz., 42 : 8-15.

(56) PETERS, U (1969). -Some observations on the captive breeding of the Madagascar tortoise, Testudo radiata, at Sydney Zoo- Int. Zoo Yearb., 9 : 29.

(57) PRICHTARD, P.C.H (1969). -Living turtles of the world- TFH Publications, Inc. P.O.Box 27, Neptune City, N.J.07753 : 288 p.

(58) QUARANTA, J.V (1952). -Color vision of giant Tortoise Testudo- Zoologica, 37 : 295-311.

(59) RISCH, J.P (in litteram, 1980).- Membre du groupe des spécialistes des tortues continentales de l'U.I.C.N.

(60) ROTHSCHILD, F.R.S (1915). -On the gigantic land tortoises of the Seychelles and Aldabra--Madagascar group with some notes on certain forms of the Mascarene group-
Novit. zool., 22 : 418-442.

(61) SANDRIN, J.R (1976). -Contribution à l'étude de la pathologie des Chéloniens- Thèse pour le Doctorat vétérinaire (Alfort).

(62) SAUZIER, T (1892). -Tortue de terre gigantesque-
Nature, Paris : 395-398.

(63) SCHAEFFER, B (1941). -The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibiens and reptiles-
Bull. Amer. Mus. Nat. His. N.Y., 78 : 395-472.

(64) SERFATY, A & PEYRAUD, C (1960). -La mécanique respiratoire chez les Reptiles et sa régulation-
Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 95 : 145-170.

(65) SHAW, C.E (1962). -Breeding the Galapagos tortoise (Testudo elephantopus)- Int. Zoo. Yb., 3 : 102-104.

(66) SHAW, C.E (1963). -Notes on the eggs, incubation and young of some African reptiles-
Brit. J. Herp., 3 : 63-70.

(67) SHAW, C.E (1967). -Breeding the Galapagos tortoise success story- Oryx, 9 : 119-126.

(68) SLEVIN, J.R (1959). -The Galapagos Islands : a history of their exploration-
Occ. Pap. Calif. Acad. Sci., 25 : 1-150.

(69) SNOW, D.W (1964). -The giant tortoises of the Galapagos Islands. Their present status and future chance-
Oryx, 7 : 277-290.

(70) SNOW, D.W (1966). -The Galapagos Islands
Animals 9, 3 : 140-142.

(71) STODDART, D.R & WRIGHT, C.A (1967). -Ecology of Aldabra Atoll- Nature, Lond. 213 : 1174-1177.

(72) STODDART, D.R & PEAK, J.F (1979). -Historical records of Indian Ocean giant tortoise population-
Phil. Trans. R. Soc. Lond. B286 : 147-161.

(73) STREET, P. (1961 b). -Can the giant tortoise survive ?-
Discovery, 21-22 : 158-160.

(74) SWINGLAND, I.R & LESSELLS, C.M (1979). -The natural regulation of giant tortoise populations on Aldabra Atoll. Movement polymorphism, reproductive success and mortality-
Journal of Animal Ecology, 48 : 639-654.

(75) THROP, J.L (1969). -Notes on breeding the Galapagos tortoise, Testudo elephantopus, at Honolulu Zoo-
Int. Zoo. Yearb., 9 : 30-31.

(76) TOWNSEND, C.H (1925). -The Galapagos tortoises in their relation to the whaling industry. A study of old logbooks- Zoologica, N-Y., 4 : 55-135.

(77) TOWNSEND, C.H (1931). -Giant tortoises-
Sci. American 144 : 42-44.

(78) VAILLANT, L (1899). -Nouveaux documents historiques sur les tortues terrestres des Mascareignes et des Seychelles- Bull. Mus. Hist. nat. Paris 5 : 19-23.

(79) VAILLANT, L (1903). -Les tortues de terre gigantesques-
Revue scient. Paris(4) 19 : 705-715.

(80) VAN DENBURGH, J (1914). -The gigantic land tortoises of the Galapagos Islands- Proc. Calif. Acad. Sci. ser 4, 2 : 203-374.

(81) VAN STRAELEN, V (1963). -Galapagos islands : a unique area for scientific investigations-Introduction- Occas. Papers. Calif. Acad. Sci., 44 : 5-9.

(82) VILLIERS, A (1958). -Tortues et crocodiles de l'Afrique Noire Française. Dakar, 1958 ; 354 p.

(83) WALLACH, J.D (1971). Environmental and nutritional diseases of captive Reptiles- J.A.V.M.A., 159 : 1632

(84) WEBER, D (1971). -Pinta, Galapagos : une île à sauver- Biol. conserv. 4 : 8-12.

(85) WEVER, E.G & VERNON, J.A (1956). -Sound transmission in the turtle ear- Ibid. 42 : 292-299.

(86) WILLIAMS, E.E (1950). -Variation and selection in the cervical articulations of living turtles- Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 94, n° 9 : 505-563.

(87) ZWEIFEL, R.G (1961). -Another method of incubating reptile eggs- Copeia : 112-113.